STANFORD UNIVERSITY LIBRARY
NOV 4 1924

ANATOMISCH-SYSTEMATISCHE STUDIEN

ÜBER

PSEUDOPHYLLIDEEN

VON

ORVAR NYBELIN

GÖTEBORG 1922
ELANDERS BOKTRYCKERI AKTIEBOLAG

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/anatomischsystem0000unse

ANATOMISCH-SYSTEMATISCHE STUDIEN

ÜBER

PSEUDOPHYLLIDEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT ERLAUBNIS

DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION
DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPSALA

AM 27. MAI 1922 UM 10 UHR VORMITTAGS IM ZOOLOGISCHEN HÖRSAAL

ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

VON

ORVAR NYBELIN
LIC. PHIL., GÖTEB.

GÖTEBORG 1922
ELANDERS BOKTRYCKERI AKTIEBOLAG

Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar.
Fjärde följden XXVI: 1.

Inlämnadt den 8 mars 1920.

Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Afdelning. 16

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
Einleitung	1
Vorbemerkungen	4
Allgemeiner Teil	6
Scolex	6
Strobila	17
Geschlechtsorgane	42
Männlicher Geschlechtsapparat	42
Weiblicher Geschlechtsapparat	58
Spezieller Teil	84
Das System der Pseudophyllideen	84
Familie Cyathocephalidae n. fam.	96
I. Unterfamilie Cyathocephalinae LÜHE	97
1. Gattung *Diplocotyle* KRABBE	98
Diplocotyle olrikii KRABBE	99
» *nylandica* (G. SCHNEIDER)	102
2. Gattung *Didymobothrium* n. g.	105
3. Gattung *Bothrimonus* DUVERNOY	105
Bothrimonus sturionis DUVERNOY	106
» *fallax* LÜHE	107
4 Gattung *Cyathocephalus* KESSLER	111
Cyathocephalus truncatus (PALLAS)	111
II. Unterfamilie Caryophyllaeinae n. subfam.	116
1. Gattung *Monobothrium* DIESING	117
Monobothrium wageneri n. nom.	118
2. Gattung *Caryophyllaeus* GMELIN	124
Caryophyllaeus laticeps (PALLAS)	125
» *syrdarjensis* SKRJABIN	129
3. Gattung *Caryophyllaeides* n. g.	130
Caryophyllaeides fennica (G. SCHNEIDER)	130
4. Gattung *Archigetes* LEUCKART	134
Archigetes sieboldi LEUCKART	134
» *brachyurus* MRÁZEK	135

Seite

Familie Amphicotylidae n. fam. 156
I. Unterfamilie Amphicotylinae Lühe e. p. 157
1. Gattung *Amphicotyle* Diesing 157
Amphicotyle heteropleura Diesing 158
2. Gattung *Eubothrium* n. nom. 158
Eubothrium parvum n. sp. 159
» *fragile* (Rudolphi) 160
» *crassum* (Bloch) 163
» *crassoides* n. sp. 167
» *salvelini* (Schrank) 169
» *rugosum* (Batsch) 173
» *arcticum* n. sp. 176
II. Unterfamilie Abothriinae n. subfam. 179
1. Gattung *Bathybothrium* Lühe 179
Bathybothrium rectangulum (Bloch) 180
2. Gattung *Parabothrium* n. g. 182
Parabothrium bulbiferum n. g. n. sp. 182
3. Gattung *Abothrium* P. J. v. Beneden 186
Abothrium gadi P. J. v. Beneden 186
Familie Tetrabothriidae Fuhlmann 194
1. Gattung *Priapocephalus* n. g. 194
Priapocephalus grandis n. g. n. sp. 194
2. Gattung *Chaetophallus* Nybelin 198
3. Gattung *Tetrabothrius* (Rud.) Lühe 200
Figurenerklärung 212
Zusatz 213
Literaturverzeichnis 215

JEDEM, der mit helminthologischen Fragen ein wenig vertraut ist, fällt es bei einem Blick auf den jetzigen Stand der Systematik der parasitischen Plathelminthen sofort auf, dass die systematische Bearbeitung der Cestoden im Vergleich zu der von Looss und vor allem von Odhner für die digenen Trematoden in musterhafter Weise durchgeführten weit zurückgeblieben ist, eine Tatsache, die wohl zum Teil auf die ungleich grösseren technischen Schwierigkeiten beim Studium der Cestodenorganisation zurückzuführen ist, hauptsächlich aber darauf beruht, dass die meisten Autoren, die sich mit Untersuchungen über Cestoden beschäftigt haben, entweder systematische Probleme gar nicht berücksichtigten, oder über das rein deskriptive nicht hinauskamen. Wenn wir von den Tetrarhynchiden absehen, über welche eine auf moderne Prinzipien gegründete systematische Behandlung von Pintner zu erwarten ist, sind die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Formen nur für die Ordnung Pseudophyllidea durch die Untersuchungen von Lühe in verhältnismässig befriedigender Weise aufgeklärt, während das, vor allem von Fuhrmann ausgearbeitete System der Cyclophyllideen, obwohl in vielen Punkten vortrefflich und praktisch gut verwendbar, in manchen Fällen ein künstliches Gepräge trägt; Formen, wie die marinen Tetraphyllideen sind sowohl anatomisch, als auch systematisch bis jetzt fast ganz vernachlässigt worden.

Wenn ich mir als Hauptaufgabe gestellt habe, einen Beitrag zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Cestoden zu geben, so kann es vielleicht unnötig und inkonsequent scheinen, dass ich unter vorliegenden Umständen die gegenwärtig am besten und ausführlichsten behandelte Cestodenordnung als Gegenstand der Untersuchungen gewählt habe. Ich beabsichtigte auch zuerst, der Systematik der marinen Tetraphyllideen eine eingehendere Behandlung zu widmen; bald bemerkte ich aber, dass die nordische Tetraphyllideenfauna, auf die ich bei der Materialbeschaffung fast aus-

schliesslich verwiesen war, bei weitem nicht ausreichte, eine Übersicht der verschiedenen bis jetzt beschriebenen Repräsentanten dieser Ordnung auch nur annähernd zu erhalten, weshalb ich die angefangene Untersuchung bis auf weiteres wieder aufgeben musste. Von Pseudophyllideen sind mir dagegen im Laufe der Jahre viele interessante Formen in die Hände gekommen, deren Organisationsverhältnisse, teils ungenügend, teils gar nicht bekannt, den Problemen der Systematik dieser Ordnung neue Angriffspunkte darboten; ausserdem habe ich während meiner Studien über die postembryonale Entwicklung der Cestoden auch manches gefunden, was zum Teil ein neues Licht auf die Verwandtschaftsverhältnisse einiger hiehergehöriger Formen zu werfen scheint. Da endlich eine eingehendere Kenntnis der in vielen Hinsichten unzweifelhaft primitiv organisierten Pseudophyllideen von grösster Bedeutung für die gesamte Cestodensystematik zu sein scheint, halte ich es nicht für unangemessen oder überflüssig, die Anatomie und Systematik dieser Gruppe als Gegenstand weiterer Untersuchungen zu wählen.

Es zeigte sich indessen im Laufe der Arbeit bald, dass diese Aufgabe viel umfangreicher war als ich zuerst vermutet hatte. Da mich aber gewisse Umstände dazu zwingen, die bis jetzt gewonnenen Resultate zu veröffentlichen, sind diese nur als Bruchstücke einer, wie ich hoffe, mit der Zeit erscheinenden monographischen Behandlung der hiehergehörigen Formen zu betrachten. Gewiss bedauere ich selbst, dass meine Arbeit diesen fragmentarischen Charakter trägt und mehr Probleme aufstellt als löst, doch hege ich die Hoffnung, dass auch eine derartige Veröffentlichung neuer Gesichtspunkte insofern Bedeutung haben kann, als sie zu erneuten Untersuchungen erregen und auf diese Weise unsere Kenntnis der hiehergehörigen Fragen fördern könnte.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen denjenigen Herren, die meiner Arbeit in verschiedener Weise ihre Unterstützung geliehen haben, meinen besten Dank auszusprechen. Zuerst bringe ich dem Präfekten des zoologischen Institutes zu Upsala, Herrn Prof. Dr. A. Wirén, sowohl für zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz, als auch für seinen wertvollen Unterricht den ehrerbietigsten Dank des Schülers. In gleicher Weise stehe ich zu meinem leider jüngst verstorbenen Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Appellöf, der meinen Studien stets mit grossem Interesse folgte und unter anderem durch Ermöglich-

ung mehrerer Sommeraufenthalte an seiner biologischen Station Klubban in Bohuslän förderte, in tiefer Dankesschuld. Nicht weniger habe ich Herrn Prof. Dr. L. A. JÄGERSKIÖLD zu danken, der mein Interesse für die Helminthologie weckte und mir während meiner Untersuchungen nicht nur mit Rat und Tat beistand, sondern auch meine Sammelreisen durch Beistellung von Ausrüstung und ökonomischer Hilfe von seinem Institut, dem zoologischen Museum zu Gothenburg immer unterstützt hat. Auch freue ich mich, Herrn Prof. Dr. T. ODHNER für viele wertvolle Ratschläge und Winke in bezug auf helminthologische Systematik hier meinen besten Dank sagen zu dürfen.

Das Untersuchungsmaterial ist zum Teil von mir selbst eingesammelt worden, in erster Hand während mehrerer Aufenthalte an der zoologischen Meeresstation Kristineberg der Königlich Schwedischen Akademie der Wissenschaften; ich erlaube mir, dem Präfekten der Station, Herrn Prof. Dr. HJ. THÉEL für stets bereitwilligst zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz hier meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Auch dem Vorsteher der Station, Herrn Dr. HJ. ÖSTERGREN, habe ich für wertvolle Hilfe bei der Beschaffung des Untersuchungsmateriales zu danken.

Der überwiegende Teil des für diese Abhandlung benutzten Materiales stammt aber aus verschiedenen zoologischen Instituten und Museen des In- und Auslandes. Den folgenden Herren verdanke ich grössere oder kleinere Sammlungen oder einzelne Originalexemplare: Prof. Dr. A. APPELLÖF, Upsala; Prof. Dr. A. BERGMAN, Stockholm; Dozent Dr. S. BOCK, Upsala; Dr. HJ. DITLEVSEN, Kopenhagen; Konservator C. DONS, Tromsö; Prof. Dr. O. FUHRMANN, Neuchâtel; Prof. Dr. N. v. HOFSTEN, Upsala; Prof. Dr. L. A. JÄGERSKIÖLD, Gothenburg; Prof. Dr. A. LUTHER, Helsingfors; Prof. Dr. FR. S. MONTICELLI, Neapel; Dr. TH. MORTENSEN, Kopenhagen; Dr. O. NORDGAARD, Trondhjem; Dr. NILS ODHNER, Stockholm; Prof. Dr. T. ODHNER, Stockholm; Prof. Dr. A. WIRÉN, Upsala. Ich bitte alle diese Herren, für ihre liebenswürdige Unterstützung meinen herzlichsten Dank entgegenzunehmen.

Schliesslich will ich auch meinem Freunde cand. phil. E. FURREG für die sprachliche Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Hilfe bei der Korrekturlesung meinen besten Dank sagen.

Vorbemerkungen.

Da ich mir in vorliegender Arbeit in erster Linie die Aufgabe gestellt habe, die Verwandtschaftsverhältnisse der Pseudophyllideen mit Hilfe der morphologischen und topographisch-anatomischen Merkmale der einzelnen Formen zu beleuchten, und detailliertere anatomisch-histologische Fragen nur insofern mit berücksichtigt worden sind, als sie zur Lösung systematischer Probleme beitragen konnten, habe ich mich mit einer verhältnismässig einfachen Konservierungs- und Untersuchungstechnik begnügen können. Das von mir selbst eingesammelte Untersuchungsmaterial ist fast durchgehend mit der Looss'schen Sublimat-Schüttelmethode behandelt worden; diese Methode besitzt viele Vorteile und hat mir so gut wie immer ein vortreffliches Material geliefert.

Wegen der Dicke und Undurchsichtigkeit der meisten Pseudophyllideenstrobilen kommt man beim Untersuchen derselben mit in Balsam eingeschlossenen Totalpräparaten im allgemeinen nur sehr selten aus, aus welchem Grunde ich fast ausschliesslich zur Anwendung von Mikrotomschnitten hingewiesen war. Zur Färbung derselben habe ich meistens Ehrlich's Hämatoxylin-Eosin benutzt, da diese Doppelfärbung im allgemeinen vorzüglich gelingt und zur Klarlegung der anatomischen Verhältnisse gut ausreicht; nur in vereinzelten Fällen habe ich zu anderen Methoden gegriffen.

Was das beigefügte Bildmaterial betrifft, habe ich mich bemüht, die Topographie der Geschlechtsorgane durch halbschematische, aber möglichst exakte Textfiguren, auf welchen die einzelnen Organe immer in der gleichen Manier gezeichnet wurden, zu demonstrieren; in allen Fällen, wo die betreffenden Objekte nicht zu grosse technische Hindernisse in den Weg gestellt haben, sind entsprechende Abbildungen verwandter Formen, um einen direkten Vergleich zu erleichtern, stets in demselben Masstab ausgeführt worden. Die Buchstabenbezeichnungen sind für alle Textfiguren durchgehend und eine Erklärung derselben ist am Schluss der Arbeit wiederzufinden.

Für die Herstellung der Mikrotomschnitte sowie das Ausführen der Textfiguren in Tusche bin ich Frl. A. Wästfelt, Upsala, zu grossem Dank verpflichtet.

Die Zugehörigkeit des Materiales zu den verschiedenen Museen wird durch folgende Verkürzungen angegeben:

G. M. = Museum zu Gothenburg.
H. M. = Universitäts-Museum zu Helsingfors.
K. M. = Universitäts-Museum zu Kopenhagen.
Kr. M. = Universitäts-Museum zu Kristiania.
R. M. = Naturhistorisches Reichsmuseum zu Stockholm.
U. M. = Universitäts-Museum zu Upsala.

Das von mir selbst eingesammelte Material ist im zoologischen Museum zu Gothenburg aufbewahrt.

Endlich ist in diesem Zusammenhange zu bemerken, dass alle im allgemeinen Teil benutzten Familien-, Unterfamilien- und Gattungsnamen sich auf die von mir im speziellen Teil vorgeschlagene Einteilung der Pseudophyllideen beziehen.

Allgemeiner Teil.

Morphologische und anatomische Charaktere, ihre Terminologie und Bedeutung für die Systematik.

Bevor ich zur Behandlung der Systematik der Pseudophyllideen, der hauptsächlichen Aufgabe dieser Arbeit, übergehe, halte ich es für angebracht, den wichtigsten Tatsachen, auf welche meine Auffassung basiert ist, eine kurze, zusammenhängende Darstellung zu widmen. Es werden also in diesem allgemeinen Teil morphologische und anatomische Merkmale sowie deren Wert für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Formen besprochen.

Dass manches in dieser Darstellung, besonders im ersten Kapitel, als schon allbekanntes zu bezeichnen ist, bin ich der erste zu erkennen. Zur Abwehr eines Vorwurfs in dieser Hinsicht möchte ich darauf hinweisen, dass eine derartige Zusammenstellung mit besonderer Berücksichtigung der Pseudophyllideen allein meines Wissens noch nicht existiert und ausserdem bin ich der Ansicht, dass die Darstellung allzu bruchstückartig wird, wenn nur neue Angaben ohne Rücksicht auf den Zusammenhang mit schon bekannten Tatsachen aneinandergereiht werden.

Scolex.

Trotzdem der Ausdruck Scolex seit langem benutzt worden ist um den »Kopf« oder das die Haftorgane tragende Vorderende der Bandwürmer zu bezeichnen, und trotz der wichtigen Rolle, die dieser Teil des Cestodenkörpers sowohl in systematischer wie morphologischer Hinsicht, besonders im Zusammenhang mit dem angeblichen Generationswechsel der Cestoden, gespielt hat, entbehren wir noch eine konsequent durchgeführte, morphologische Deutung dieses Begriffes. Der erste und meines Wissens der einzige, der sich mit diesem Probleme beschäftigt hat, ist Pintner, der zuerst (1880) eine auf anatomische Tatsachen begründete Abgrenzung des Scolex

bei den Tetrarhynchen und einigen Tetraphyllideen, später (1889) auch bei den Vertretern der Ordnung Diphyllidea feststellte, indem er alles, was vor der Keimzone für die Proglottiden liegt, als Kopf bezeichnete (vgl. PINTNER 1913, p. 4 ff. des Separatabdruckes). Diese von PINTNER eingeführte Definition scheint indessen unter den Cestodenforschern das berechtigte Gehör nicht gefunden zu haben; wie gesagt entbehren wir noch in der Literatur derartige Angaben, nicht nur für die meisten Tetraphyllideen sondern auch für die Cyclophyllideen und die Pseudophyllideen, und aus diesem Grunde sind auch alle Angaben über die Ausdehnung des Scolexabschnittes bei den zu diesen Gruppen gehörenden Formen sehr willkürlich und zum Teil ungenau geblieben.

Als ich diese Frage in bezug auf die letztgenannte Ordnung lösen wollte, bemerkte ich bald zu meiner Überraschung, dass das Feststellen der Grenze zwischen Scolex und Strobila bei diesen Formen auf viel grössere Schwierigkeiten stiess, als es z. B. bei den Tetrarhynchiden der Fall ist. Bei der Mehrzahl der von mir in dieser Hinsicht untersuchten Pseudophyllideen lässt sich freilich sowohl an geeignet gefärbten Totalpräparaten (vgl. NYBELIN 1918 b, p. 5) wie an Längsschnitten die vordere Grenze der oft nur wenig kernreicheren Keimzone der Strobila erkennen; da aber, wie bekannt, die Muskulatur der Bothrien im Gegensatz zu derjenigen der Bothridien und Saugnäpfe dem Scolexparenchym gegenüber nicht scharf abgegrenzt ist, wird dieses bei Formen mit kräftig ausgebildeter Muskulatur der Bothrien so reich von Muskelfasern und deren Kernen durchsetzt, dass seine Natur als kernarmes Parenchym im Vergleich mit demjenigen der Keimzone zum Teil verwischt und somit das genaue Feststellen der Grenze zwischen Scolex und Strobila erheblich erschwert wird. Eine derartige Abgrenzung glaube ich jedoch mit Sicherheit bei folgenden von mir untersuchten Pseudophyllideen gefunden zu haben: *Dibothriocephalus latus* (L.), *Bothridium pythonis* BLAINVILLE, *Ptychobothrium belones* (DUJ.), *Bothriocephalus bipunctatus* (ZEDER), *Clestobothrium crassiceps* (RUD.), *Abothrium gadi* P. J. v. BENEDEN und *Parabothrium bulbiferum* n. g. n. sp. Bei diesen Arten liegt die hintere Grenze des Scolex fast unmittelbar hinter der hinteren Ansatzstelle der Bothrien, wenn solche überhaupt vorhanden sind; ein als »Kopfstiel» zu bezeichnender Abschnitt des Scolex scheint also bei den Pseudophyllideen zu fehlen.

Bei einer Anzahl anderer hiehergehöriger Formen ist es mir

aber nicht gelungen auch nur die geringste Spur einer stärkeren Kernanhäufung zu finden, die als Keimzone zu deuten wäre. Es gilt dies für *Ligula* und *Schistocephalus*, für sämtliche von mir untersuchten Vertreter der Familie Cyathocephalidae, sowie für *Ancistrocephalus microcephalus* (Rud.), *Triaenophorus tricuspidatus* (Bloch) [= *nodulosus* (Pallas)], *T. robustus* Olsson und die *Eubothrium*-Arten. In bezug auf die *Diplocotyle*-Arten, *Bothrimonus fallax* Lühe und zum Teil auch *Cyathocephalus* liegen zwar die oben erwähnten, ungünstigen Verhältnisse vor, welche von einer stark ausgebildeten Muskulatur hervorgerufen werden, bewirken hier aber, dass das Parenchym der ganzen Strobila viel kernärmer und lockerer aussieht als das Parenchym zwischen den Bothrien bzw. um die scheitelständige Sauggrube herum. Es ist mir also unmöglich gewesen, eine auf anatomisch-histologische Tatsachen begründete hintere Begrenzung des Scolex bei diesen Formen festzustellen. Die weitere Besprechung dieses interessanten Umstandes, sowie ein Versuch, sie zu erklären, spare ich indessen zur Behandlung der Strobila und ihrer Wachstumsvorgänge für das folgende Kapitel auf. Hier sei nur bemerkt, dass ich das Vorderende aller Pseudophyllideen, trotz der jetzt erörterten Verschiedenheiten betreffs der hinteren Abgrenzung desselben, als homolog betrachte und als Scolex bezeichne. Da es aber für Beschreibungen und Längenangaben über den Scolex notwendig ist, mit einem ein für allemal fixierten Begriff zu arbeiten, schlage ich vor, im Anschluss an die von Pintner (1913, p. 7.) eingeführte Definition der Pars bothridialis des Tetrarhynchenscolex, aus praktischen Gründen die Scolexlänge der Pseudophyllideen vom Scheitel des Scolex bis zum hintersten, von der Seite oder von der Fläche sichtbaren Rande der Bothrien zu rechnen, gleichgültig ob eine histologisch markierte Trennungszone fehlt oder vorhanden ist. Ein solches Verfahren scheint mir um so mehr berechtigt, als, wie gesagt, der Scolex bei den Pseudophyllideen in allen Fällen, wo eine sichere Feststellung seiner Begrenzung möglich ist, fast immer genau mit der Ausdehnung der Bothrien zusammenfällt. Selbstverständlich gehören ausserdem Angaben über das Fehlen bzw. Vorhandensein dieser Zone und in letzterem Falle das genaue Feststellen ihrer Lage zu den notwendigen Ingredienzen einer guten Speziesbeschreibung.

Als Grundform des Pseudophyllideenscolex kann wohl die bei den Gattungen *Dibothriocephalus*, *Bothriocephalus*, *Ancistrocephalus*, *Triaenophorus*, *Eubothrium* und anderen vorkommende angesehen werden, welche durch zwei längliche, flächenständige Bothrien, deren Ränder sich gar nicht oder verhältnismässig wenig über die Scolexoberfläche erheben, gekennzeichnet ist; hiezu kommt bei einer grossen Anzahl von Formen die sog. »Scheitelplatte» (vgl. Lühe 1902 b, p. 321 Anm. 2). Von dieser Grundform aus glaube ich, können die meisten bei den Pseudophyllideen vorkommenden Scolexformen hergeleitet werden, und zwar nach zwei verschiedenartigen Prinzipien, welche jedoch beide auf eine gesteigerte Haftfähigkeit der Bothrien zielen.

Nach dem ersten Prinzip wird dies dadurch bewerkstelligt, dass die Ränder der Bothrien, besonders in deren hinterem Teil verlängert und manchmal sogar gekräuselt werden; der Scolex erhält dadurch, von der Seite gesehen, ein pfeil- bis umgekehrt herzförmiges Aussehen wie z. B. bei vielen Dibothriocephaliden aus Seehunden, dann bei *Fistulicola dalmatinus* (Stossich) und bei *Ptychobothrium belones* (Duj.). Vorübergehend mag zur Besprechung des Scolex von *Ptychobothrium* bemerkt werden, dass die reiche Kräuselung der Bothrienränder anscheinend erst im Darme des definitiven Wirtes stattfindet: junge, nur wenige mm messende Exemplare, die ich einige Male gefunden habe, besitzen schlank pfeilförmige Scoleces mit nur schwach eingekerbten Bothrienrändern.

Nach dem zweiten Prinzip wird die Saugwirkung der Bothrien in der Weise erhöht, dass ihre Ränder von hinten nach vorn bis auf eine kleine Öffnung mit einander derart verwachsen, dass die Bothrien in mehr oder weniger hohlkugelförmige, saugnapfähnliche Saugorgane umgewandelt werden. Eine derartige Scolexform ist z. B. für *Clestobothrium crassiceps* (Rud.) und die *Diplocotyle*-Arten charakteristisch. Dass es sich hier nicht um Saugnäpfe sondern um echte Bothrien ohne innere Abgrenzung handelt, kann ich nach eigener Beobachtung bestätigen, was gegenüber der von Braun (»Bronn» p. 1197) ausgesprochenen Vermutung in bezug auf *Diplocotyle* erwähnt werden mag*). Durch Verschmelzung derartiger Bothrien kann ein unpaares, hohlkugelförmiges, terminal gelegenes Saugorgan gebildet werden, das noch durch ein Querseptum,

*) Dasselbe gilt nach Schumacher (1914) auch für die saugnapfähnliche Differenzierung des hinteren Bothrienrandes bei *Amphicotyle heteropleura* (Dies.).

ein Rest des medianen Scolexteiles, im inneren unvollständig geteilt sein kann, wie bei der Gattung *Bothrimonus*. Durch eine noch weitgehendere Verschmelzung, die die ursprüngliche Duplizität völlig verwischt, ist sicherlich das terminale, trichterförmige Saugorgan bei *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) entstanden (vgl. auch unten p. 149, wo ausserdem die Saugorgane der Caryophyllaeinen näher besprochen werden).

Nach dem eben besprochenen Prinzip der Verwachsung sind wohl auch, wie allgemein angenommen, die Saugorgane bei der Gattung *Bothridiidum* entstanden, nur mit der Modifikation gegenüber *Clestobothrium* und *Diplocotyle*, dass die Verwachsung der Bothrienränder nicht nur vorne sondern auch hinten unterblieben ist, wodurch die ursprünglichen Bothrien zu muskulösen Hohlzylindern umgewandelt worden sind.

Zu welchem Typus die Bothrien der nahe verwandten Form *Duthiersia fimbriata* (Dies.) gehören, ist mir gegenwärtig unmöglich zu sagen, da die Literaturangaben über ihren Bau noch strittig sind und ich selbst nicht Gelegenheit gehabt habe, mir hierüber durch Autopsie eine eigene Meinung zu bilden. Nach den Angaben von Perrier (1873) sind die Bothrien trichterförmig, mit breiter, gekräuselter vorderer und sehr enger hinterer Mündung, also prinzipiell wie bei *Bothridium* (vgl. auch »Bronn» p. 1196—97). Gegen diese Angabe wenden sich aber Lühe (1900 b, p. 252) und später auch Klaptocz (1906 b), indem sie das Vorhandensein der hinteren Bothrienöffnungen verneinen, aus welchem Grunde Lühe zu der Annahme geführt wird, dass die Bothrien bei *Duthiersia* in ihrer Ausbildung mit denjenigen bei *Ptychobothrium* übereinstimmen, also nicht durch Verwachsung, sondern durch eine reiche Entfaltung der Ränder gebildet sind. Dagegen ist Shipley (1903) für die ältere Auffassung eingetreten, da er an Schnitten eine hintere Öffnung der Bothrien fand. Vielleicht handelt es sich, was schon Klaptocz aus anderen Gründen vermutete, am Ende doch um zwei verschiedene Formen; bei der einen wäre dann noch eine hintere Öffnung der Bothrien vorhanden, während sie bei der anderen spurlos verwachsen erscheint. Die Bothrien bei *Duthiersia* stellen also wohl eine Mischform der hier unterschiedenen beiden Haupttypen dar.

Das mächtig entwickelte, terminale Saugorgan bei *Scyphocephalus bisulcatus* Riggenbach kann trotz seiner habituellen Ähn-

lichkeit mit dem bei *Cyathocephalus truncatus* vorkommenden, nicht nach demselben Prinzip gebildet sein, weil hier ausserdem zwei, freilich rudimentäre aber typische Bothrien noch vorhanden sind; ich stimme also Lühe (1900 b, p. 254) unbedingt bei, wenn er die in Rede stehende Bildung als ein accessorisches Saugorgan ohne jegliche genetische Beziehung zu den Bothrien der Pseudophyllideen betrachtet. Möglicherweise könnte es als Homologon zu der bei den Pseudophyllideenprocercoiden allgemein vorkommenden und neuerdings auch von Rosen (1919) beim geschlechtsreifen *Triaenophorus tricuspidatus* beschriebenen Scheitelvertiefung angesehen werden.

Die bei den übrigen Cestodenordnungen so häufig vorkommenden und mannigfaltig ausgebildeten Klammerorgane oder Hakenbildungen treffen wir unter den Pseudophyllideen nur bei den Gattungen *Polyonchobothrium*, *Ancistrocephalus* und *Triaenophorus*. Dass es sich hier um einen Ersatz für stärker ausgebildete Saugorgane handelt, steht wohl über jeden Zweifel, und dies um so mehr, als die Muskulatur der Bothrien bei allen drei Gattungen schwach entwickelt ist.

Zuletzt sei noch auf eine in dieser Ordnung vorkommende Scolexbildung hingewiesen, die gleich dem scheitelständigen Saugorgan bei *Scyphocephalus* als eine Bildung sui generis betrachtet werden muss, nämlich die »kohlkopfähnliche» terminale Faltenbildung bei *Pyramicocephalus phocarum* (Fabricius), die wohl in die Darmwand des Wirtes eindringt und somit ein passives Haftorgan bildet; dies ist wenigstens bei einer noch unbeschriebenen antarktischen Parallelart der Fall, die während der schwedischen Südpolarexpedition 1901—03 im Rectum des See-Elefanten gefunden wurde. Bei dieser Art wachsen nämlich die terminalen Falten, die, dicht aneinandergedrängt, einen gut haselnussgrossen Knäuel bilden, in die Wand des Rectums hinein, sodass das ganze Gebilde als ein ausserordentlich effektives Haftorgan funktioniert.

Diese eigenartige Einrichtung erinnert gewissermassen an die sog. Pseudoscolexbildung; »man meint damit einen die Rolle des Scolex ersetzenden Körpertheil, der aus dem Anfangstheile der Proglottidenkette hervorgegangen ist, während der Scolex selbst rückgebildet ist» (»Bronn» p. 1184). Das klassische Beispiel einer Pseudoscolexbildung ist das Vorderende älterer Exemplare von *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas) oder »*Taenia malleus*»; einen ty-

pischen Pseudoscolex besitzt ferner *Thysanocephalum crispum* Linton. Aber auch bei zwei Vertretern der Ordnung Pseudophyllidea sind Pseudoscolexbildungen beschrieben worden, nämlich bei *Fistulicola xiphiae* (Gmelin) [=*plicatus* (Rud.)] und bei »*Bothriocephalus rugosus*» (vgl. »Bronn» p. 1184 ff.).

Was *Fistulicola* betrifft, besitzen, wie bekannt, die jüngeren Exemplare dieser Art einen typischen, normal ausgebildeten Scolex, der aber später in die Darmwand des Wirtes eindringt und auf diese Weise einen langen, mit einem Hohlraum endenden Gang bildet; im Hohlraume eingeschlossen unterliegt der Scolex einer Deformierung oder sogar einer fast vollständigen Rückbildung [vgl. hierüber ausser den bei »Bronn» p. 1188 zitierten Arbeiten auch Rudin (1914)]. Die Befestigung der Strobila wird also in diesem Falle durch passiven Widerstand des deformierten Scolex bewerkstelligt, etwa wie ein Knopf im Knopfloch steckt. Dieser deformierte oder degenerierte Scolex wurde von Braun und Lühe (z. B.1900 c, 1902 b), von ersterem allerdings mit einiger Reservation (vgl. »Bronn» p. 1188-89), mit dem Namen Pseudoscolex belegt. Meiner Meinung nach ist dies aber ganz irrig; das einzige mit dem typischen Pseudoscolex gemeinsame ist, dass die Strobila nicht durch aktive Saugwirkung der Bothrien an der Darmwand des Wirtstieres befestigt wird; hiemit hört aber auch die Ähnlichkeit auf. Das morphologisch charakteristische beim Pseudoscolex ist ja, dass ein Teil der Strobila die Befestigungsfunktion übernommen hat. Bei *Fistulicola* ist es dagegen nur der Scolex, der, wenn auch in deformiertem Zustande, die Funktion als Haftorgan behalten hat; der vorderste Teil der Strobila weicht zwar durch die starke Längsstreckung in seinem Aussehen von der übrigen Kette etwas ab, von einer Umbildung wie bei *Fimbriaria* und *Thysanocephalum* ist jedoch gar nicht die Rede. Für die bei *Fistulicola* vorkommende Umwandlung des Scolex ist folglich die Bezeichnung Pseudoscolex gar nicht zutreffend; ich möchte hiemit vorschlagen, dass sie in »Scolex deformatus» umgeändert wird, mit folgender Definition: Scolex, der durch Deformierung oder Degeneration seine aktiven Haftorgane verloren hat, der aber noch passiv als Haftorgan für die Strobila Dienst tut.

Gehen wir nun zur Prüfung des zweiten Falles über. Der Umstand, dass »*Bothriocephalus rugosus*» in *Lota* mit einem normal ausgebildeten Scolex versehen ist, während sich das Vorderen-

de in marinen *Gadus*-Arten bald in einen langen, knorpelartigen, zylindrischen Strang [P. J. v. Beneden (1871), Lönnberg (1891 a)], bald in eine wurst- oder knotenförmige Auftreibung [Lönnberg (1891 b)] umwandelt, ist in der Literatur oft erwähnt worden, und es hat nicht an Versuchen gefehlt, diese verschiedenartigen Befunde mit einander in Einklang zu bringen, z. B. durch die Annahme, dass der »Pseudoscolex» nur in marinen Wirten zur Ausbildung gelange, oder dass diese Bildung eine Alterserscheinung sei. Die Schwierigkeit wird aber durch den Umstand leicht beseitigt, dass es sich hier um nicht weniger als drei verschiedene Arten handelt, nämlich *Eubothrium rugosum* (Batsch), *Abothrium gadi* P. J. v. Beneden und *Parabothrium bulbiferum* n. g. n. sp., bei welchen je eine der drei verschiedenen Erscheinungen das Charakteristische ausmacht: bei *Eubothrium rugosum* ist der Scolex stets völlig »normal» ausgebildet, bei *Abothrium gadi* hat er dagegen seine Bothrien verloren und sich stark in die Länge gestreckt (vgl. P. J. v. Beneden 1871, Pl. V. Fig. 14.), bei *Parabothrium bulbiferum* wieder ist er, ebenfalls unter Verlorengehen der Bothrien, wurst- oder knotenförmig aufgetrieben.

Dass es sich in den beiden letzten Fällen wirklich um deformierte Scoleces und nicht, wie Lönnberg (1891 b, p. 76) meint, um Differenzierungen des vordersten Teiles der Strobila handelt, wird dadurch bewiesen, dass bei beiden Arten eine deutliche, auch von Lönnberg (l. c.) beobachtete Proliferationszone vorhanden ist, die bei *Abothrium* ein Stück hinter der vordersten Spitze, bei *Parabothrium* genau hinter der Auftreibung gelegen ist. Die eben besprochenen Bildungen sind also mit dem deformierten Scolex bei *Fistulicola xiphiae* morphologisch gleichwertig; sie stellen folglich keine Pseudoscolexbildungen dar, sondern fallen unter den Begriff »Scolex deformatus». Besonders ist die Übereinstimmung zwischen *Fistulicola* und *Parabothrium* schlagend; der einzige Unterschied der Befestigung besteht in den von Seite des Wirtstieres dargebotenen Verhältnissen; *Fistulicola* muss selbst das Herstellen des Wohnganges besorgen, während *Parabothrium* in den Appendices pyloricae im voraus bereitete Wohnstätten findet [vgl. Lönnberg (1891 a)].

Falls der neuerdings von Cooper (1914, 1917) beschriebene, in vielen Hinsichten sonderbare Cestode *Haplobothrium globuliforme* wirklich zu den Pseudophyllideen gehört (vgl. unten p. 93), hätten wir auch in dieser Ordnung einen Fall von typischer Pseudo-

scolexbildung. Nach den Beschreibungen werden nämlich hier kleinere Proglottidenketten von der Strobila abgeworfen, worauf die vorderste Proglottis jeder Kette sich in ein, dem einfachen Scolex der Pseudophyllideen ähnelndes Haftorgan umwandelt. Da ich die betreffende Art nicht selbst untersucht habe, will ich auf diese interessante Tatsache nicht näher eingehen; es scheint mir jedoch, als ob die Bildung des Pseudoscolex bei *Haplobothrium* ein Hinweis darauf wäre, dass die Bothrien der Pseudophyllideen als der einfachste und ursprünglichste Typus der Saugorgane bei den Cestoden anzusehen sind.

Es ist wohl eine allgemein anerkannte Tatsache, dass die Ausbildung der Haftorgane bei den parasitischen Plathelminthen in innigster Beziehung zu den biologischen Bedingungen steht, unter denen sie leben, und somit als biologische Anpassung zu betrachten ist. Es gilt dies bekanntlich besonders für die auf und in den verschiedenartigsten Körperteilen der Wirte schmarotzenden Trematoden, aber auch für die Pseudophyllideen scheint mir die gleiche Betrachtungsweise völlig berechtigt, wenn auch die Erscheinungen hier nicht so extrem zum Vorschein kommen; sind doch die Pseudophyllideen, *Archigetes* ausgenommen, ausschliesslich Bewohner des Darmkanales ihrer definitiven Wirte. Ich führe hier einige Beispiele an, um den Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Haftorgane und den ökologischen Verhältnissen zu beleuchten.

Schon Lönnberg (1897) hat für viele der hiehergehörigen Formen auf die Anpassungen der Haftorgane an die verschiedenen Gestaltungen des Darmes der Wirtstiere hingewiesen. *Ptychobothrium belones* (Duj.), *Polyonchobothrium polypteri* (Leidy) und die *Triaenophorus*-Arten bewohnen alle Wirte, deren Darm einfach und mehr oder weniger gerade ist und somit geigneter Schlupfwinkel für das Anhaften entbehrt, und ihre Haftorgane sind auch dementsprechend, aber in verschiedener Weise verstärkt. *Polyonchobothrium* bzw. die *Triaenophorus*-Arten besitzen schwach entwickelte Bothrien, dafür aber eine kräftige Hakenbewaffnung; bei *Ptychobothrium* dagegen sind es die Bothrien, die, wie oben beschrieben, stark vergrössert sind.

Bei denjenigen Fischen aber, bei welchen das Vorkommen von zahlreichen engen Appendices pyloricae grosse Vorteile für die Befestigung bietet, entbehren die Bothrien der bei ihnen parasitierenden Formen einer besonderen Verstärkung der Haftorgane.

Hieher gehören z. B. die stets einer Hakenbewaffnung entbehrenden und mit schwachen Bothrien versehenen Vertreter der Gattungen *Bothriocephalus* und *Eubothrium;* bei *Bothriocephalus motellae* Olsson ist der Scolex, trotzdem die Strobila verhältnismässig lang und kräftig ist, sogar so klein, dass er mit freiem Auge kaum sichtbar ist. Die Vorteile für die Befestigung können sogar so gross sein, dass die Bothrien wie bei *Abothrium gadi* völlig schwinden.

Aber nicht nur die verschiedenartige Gestaltung des Darmkanales selbst, sondern auch die Beschaffenheit der durch denselben passierenden Nahrung muss hinsichtlich der Befestigung für die Parasiten von grosser Bedeutung sein, so zwar dass ein mit Skelettenresten, Schalen und derartigen Hartgebilden gemengter Darminhalt natürlich eine weit grössere Reibung auf die Darmbewohner ausübt und folglich auch an ihre Haftapparate viel grössere Forderungen als ein dünnflüssiger Chylus stellt. Das in dieser Hinsicht augenfälligste Beispiel, wenigstens in bezug auf die Cestoden, bietet wohl die Parasitenfauna der Selachier, worauf ich schon in einem anderen Zusammenhange (1918 b, p. 22) hingewiesen habe*). Aber auch unter den Pseudophyllideen finden sich entsprechende Erscheinungen; wenigstens bin ich geneigt, die kräftige Ausbildung der Saugorgane bei *Bothridium pythonis* als eine direkte Anpassung zu deuten, um der starken Reibung der grossen Beutetiere zu widerstehen, die den Nahrungskanal der Wirtstiere, Boa- und Pythonschlangen, passieren. Die ebenfalls schon erwähnten Scolexbildungen bei *Duthiersia* und *Scyphocephalus*, beide Parasiten der gefrässigen Varaniden, können wohl in demselben Sinne gedeutet werden.

Im Anschluss hieran erinnere ich an den effektiven passiven Haftapparat der rectalbewohnenden *Pyramicocephalus*-Arten, welche eine auffallende biologische Parallele zu anderen, mit ausserordentlich kräftigen Saugnäpfen ausgestatteten Rectalparasiten, wie z. B. *Proctophantastes abyssicola* Odhner und anderen unter den Trematoden, *Hymenolepis megalops* (Creplin) und *biaculeata* Fuhrmann unter den Cyclophyllideen ausmachen.

Noch ein dritter Faktor aber kann in dieser Hinsicht ausschlaggebend sein, nämlich die Dauer des geschlechtsreifen Stadiums. Ich

*) Dieser Faktor wurde von Lönnberg (1897) nicht genügend gewürdigt, weshalb er auch in den Widerspruch verfällt, dass die für eine Befestigung sehr günstige Spiralklappe der Selachier von den mit den effektivsten Haftapparaten versehenen Cestoden bewohnt wird.

stimme deshalb Lönnberg völlig bei, wenn er die kurze Dauer im Darm des definitiven Wirtes als Ursache der Reduktion der Bothrien bei *Ligula intestinalis* (L.) und *Schistocephalus solidus* (O. F. Müll.) betrachtet. Möglicherweise könnte auch die gedrungene Körperform sowie die kräftige Ausbildung der Körpermuskulatur dieser beiden Arten zu der Annahme berechtigen, dass diese Formen ausserdem etwa nach Art der Spulwürmer durch aktive Körperbewegungen dem Andrängen des Chylus zum Teil widerstehen und auf diese Weise den Aufenthalt im Darme ein wenig verlängern können, ohne dass sie sich an der Darmwand zu befestigen brauchen, was anscheinend auch nie stattfindet*).

Aus den jetzt angeführten Beispielen, an die noch viele andere angereiht werden könnten, scheint mir unzweideutig hervorzugehen, dass die Form des Scolex und die verschiedenartige Ausbildung seiner Haftapparate von äusseren biologischen Faktoren recht stark beeinflusst werden. Dagegen ist wohl a priori anzunehmen, dass diese äusseren Faktoren bei weitem nicht in entsprechender Weise eine Umgestaltung in bezug auf die Topographie der Geschlechtsorgane hervorrufen können. Es scheint mir folglich kein Zweifel darüber obwalten zu können, dass die Anatomie der Proglottiden, besonders die Topographie der Geschlechtsorgane im Vergleich mit der Form des Scolex die weitaus sichersten Anhaltspunkte für die Beurteilung von Verwandtschaftsverhältnissen bietet, eine Auffassung, die in der modernen Systematik fast allgemeine Anerkennung gefunden hat. Eine gleichartige Form und Bewaffnung des Scolex, wie wir es z. B. bei *Ancistrocephalus* und *Polyonchobothrium* finden, kann der durchaus verschiedenen inneren Anatomie gegenüber nicht als Beweis für eine nähere Verwandtschaft gelten, sondern muss als konvergente Anpassungserscheinung gedeutet werden.

Anderseits darf man natürlich die Form des Scolex nicht derart unterschätzen, dass dieselbe als systematischer Charakter ganz ausser Rechnung gelassen wird, wie es z. B. Fuhrmann (1902) betreffs der Gattungen *Polyonchobothrium* und *Ptychobothrium* vorgeschlagen

*) Vgl. »Bronn» p. 1193, f. Die Anmerkung p. 1194, dass sich *Ligula* nach Angaben Wagener's (1854) fest an die Darmwand des Wirtes anzuheften vermöge, ist ganz irreführend, weil es sich um »*Ligula tuba*» Wagener, also gar keine *Ligula* im heutigen Sinne handelt (vgl. Wagener l. c., p. 24.) und hat also zum vorliegenden Falle keinerlei Beziehung.

hat. Meinesteils bin ich der Ansicht, dass die nach verschiedenen Prinzipien ausgebildeten Scoleces bei *Polyonchobothrium polypteri* und *Ptychobothrium belones* trotz der weitgehenden Übereinstimmung im Bau der Geschlechtsorgane der beiden Arten auf eine so divergente Entwicklung deuten, dass ihre Verteilung auf zwei verschiedene Genera als ein berechtigtes Verfahren angesehen werden muss (vgl. Klaptocz 1906 a). Oder, um ein anderes Beispiel zu greifen: die Gattungen *Dibothriocephalus*, *Diphyllobothrium*, *Bothridium*, *Duthiersia*, *Scyphocephalus* und *Pyramicocephalus* sind im Bau der Proglottiden einander sehr nahestehend, während sie, wie schon oben erwähnt, je einen eigenartig gestalteten Scolex besitzen. Ich halte es mit Lühe für ganz berechtigt, auf Grund der Scolexform diese verschiedenen Genera aufrecht zu erhalten, ohne dass man deshalb einer Huldigung des Prinzipes der alten »Saugnapfsysteme» verfällt. Denn eine gut umgrenzte natürliche Gattung muss ja in allen wesentlichen Merkmalen, also auch im Scolexbau, homogen sein.

Eine Zusammenfassung meiner Ansicht über den systematischen Wert der Scolexausbildung könnte folgendermassen formuliert werden: Übereinstimmung im Bau des Scolex kann zwar anatomisch verschiedene Formen nicht vereinigen, aber prinzipielle Verschiedenheiten im Bau des Scolex können anatomisch gleichartige Formen in verschiedene Genera trennen.

Strobila.

Für den hinter dem Scolex gelegenen Teil des Cestodenkörpers hat seit langem der Namen Strobila Verwendung gefunden. In ihrer typischen Ausbildung ist die Strobila nach der eingebürgerten Auffassung aus einer grösseren oder kleineren Zahl von Genitalorgane enthaltenden Gliedern oder Proglottiden zusammengesetzt; jede Proglottis, die jüngsten, unmittelbar hinter dem Scolex gelegenen ausgenommen, ist von den übrigen durch eine Interproglottidalzone oder eine Schicht von Transversalmuskeln abgegrenzt; dieser inneren entspricht gewöhnlich eine äussere Gliederung. Meistens findet eine successive Ablösung der hintersten Proglottiden statt.

Die verschiedenartigen Form- und Organisationsverhältnisse der Strobila sind im allgemeinen nur insofern beachtet, als es sich um auffallendere Erscheinungen handelt, wie z. B. das Fehlen der äusse-

ren Gliederung bei *Ligula* und *Triaenophorus* oder die frühzeitige Ablösung der Proglottiden bei vielen Tetraphyllideen u. s. w.; eine durchgeführte Behandlung der verschiedenen Strobilaformen ist allerdings meines Wissens noch nicht erschienen. Zum Teil ist dies, wie schon PINTNER (1913) hervorgehoben hat, auf eine unzureichende oder eher ganz fehlende Terminologie zurückzuführen. Um diesem Mangel in bezug auf zwei wichtige Punkte des Habitus der Strobila abzuhelfen, hat PINTNER einige Ausdrücke geschaffen und zum allgemeinen Gebrauch empfohlen, einerseits craspedot und acrasped, je nachdem der Hinterrand der Proglottiden mit einem kragenförmigen Velum versehen ist oder direkt in den Vorderrand des nachfolgenden Gliedes übergeht, anderseits apolytisch oder anapolytisch, je nachdem eine automatische Ablösung der Proglottiden stattfindet oder nicht; die apolytischen Strobilen werden wiederum mit Rücksicht auf den Zeitpunkt der Ablösung im Verhältnis zum Reifezustand der abgelösten Proglottiden in apolytisch s. str., euapolytisch und hyperapolytisch eingeteilt, je nachdem sich die Glieder in vollendetem, nur beginnendem oder sogar vor dem Reifezustand loslösen (vgl. PINTNER 1913, p. 11).

Aber nicht nur eine mangelhafte Terminologie scheint an unserer unvollkommenen Kenntnis der Cestodenstrobila Schuld: für eine richtige Beurteilung mancher hiehergehöriger Fragen wie Apolysie bzw. Anapolysie, Lebensdauer, Periodizität und Zuwachs sind biologische Beobachtungen dringend nötig und derartige Beobachtungen liegen bekanntlich nur äusserst spärlich vor, was ja nicht verwundern mag, da zum Studium der meisten Formen nur konserviertes Sammlungsmaterial dem Untersucher zu Gebote zu stehen pflegt. Während meiner helminthologischen Untersuchungen bin ich leider, wenigstens was die marinen Formen betrifft, beim Einsammeln und Beobachten des lebenden Materials fast ausschliesslich zu den Sommermonaten hingewiesen, weshalb auch meine Aufmerksamkeit auf viele dieser Fragen erst in der letzten Zeit gelenkt worden ist. Ich bin folglich nicht imstande, einige endgültige Tatsachen oder wesentlichere Beiträge zur Biologie der Pseudophyllideenstrobilen liefern zu können; trotzdem will ich versuchen, einige ältere und neue Beobachtungen über Proglottidenbildung, Apolysie bzw. Anapolysie, Lebensdauer, Periodizität und Zuwachs der Pseudophyllideenstrobilen zusammenstellen, in der Hoffnung, dass hiedurch einige neue Gesichtspunkte betreffs der morphologischen Deutung der Strobila nicht nur für die

Pseudophyllideen sondern für die Cestoden überhaupt zum Vorschein kommen könnten.

Zuerst einige Worte über die Proglottidenbildung. In dieser Hinsicht besteht zwischen den meisten Pseudophyllideenstrobilen und den »typischen», z. B. bei den im Menschen parasitierenden Taenien vorkommenden Strobilen insofern ein bemerkenswerter Unterschied, als eine scharfe innere Trennung der einzelnen Genitalkomplexe bei den ersteren meistens fehlt. Unter allen von mir untersuchten Pseudophyllideen habe ich eine vollständige und scharfe Trennung der einzelnen Genitalkomplexe nur bei den Abothriinen beobachtet*); für *Bathybothrium rectangulum* ist diese Trennungszone von Fuhrmann (1896), für *Abothrium gadi* und *Parabothrium bulbiferum* bereits von Lönnberg (1891 b) beschrieben worden. Bei einer Anzahl von Formen, wie *Dibothriocephalus latus* und verwandten, ist eine innere Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe zwar wahrzunehmen, eine so deutliche Trennungszone wie bei den Abothriinen jedoch nicht vorhanden und die Dotterstocksfollikel sind in dieser Segmentierung oft nicht mit inbegriffen, worauf schon Eschricht (1841) und nach ihm Sommer und Landois (1872) die Aufmerksamkeit gelenkt haben. Bei den Vertretern der Gattung *Bothriocephalus* und verwandten scheinen die Verhältnisse etwas verschieden zu sein; hier besteht nämlich, soweit ich finden konnte, die Andeutung einer inneren Segmentierung nur stellenweise, anscheinend an den Grenzen der »Doppelproglottiden» (vgl. unten). Bei den Cyathocephalinen, Triaenophoriden und Amphicotylinen sowie bei *Ligula* und *Schistocephalus* fehlt eine innere Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe oder Gruppen von solchen vollständig. Bei den letztgenannten Formen scheint es mir demgemäss weniger passend, von Proglottiden zu sprechen, weil sich mit diesem Ausdrucke die Vorstellung von mehr oder weniger von einander gesonderten Abschnitten des Cestodenkörpers verbunden hat; im folgenden wird also zwischen Proglottiden und Genitalkomplexen unterschieden, je nachdem eine Interproglottidalzone vorhanden ist oder fehlt [vgl. hiezu auch Schumacher (1914, p. 151)].

*) Ich sehe in diesem Zusammenhange von der gegenwärtig als zur Ordnung Cyclophyllidea gehörenden Fam. Tetrabothriidae ab.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der äusseren Gestaltung der Pseudophyllideenstrobilen über. Unter den mit Proglottiden versehenen Formen sind die Abothriinen acrasped, die *Dibothriocephalus*-Arten aber craspedot. Bei den *Bothriocephalus*-Arten treten uns in dieser Hinsicht sehr eigenartige Verhältnisse entgegen; auch bei ihnen ist die Strobila craspedot, hier entsprechen aber die primär auftretenden Falten mehreren Genitalkomplexen bzw. deren Anlagen, und erst später werden diese sog. »Doppelproglottiden» mit Sekundärfalten nach der Zahl der Genitalkomplexe versehen [vgl. hierüber auch Eschricht (1841), P. J. v. Beneden (1850), Braun (»Bronn», p. 1225), Cooper (1917) und andere].

Unter den Formen, welche mit einer grösseren oder kleineren Zahl von nicht als Proglottiden abgesonderten Genitalkomplexen versehen sind, treffen wir wiederum teils acraspede, teils aber auch craspedote Strobilen. Acrasped sind die Strobilen bei den Cyathocephalinen und bei den *Triaenophorus*-Arten, während die übrigen Triaenophoriden, die Amphicotylinen und *Schistocephalus* craspedote Strobilen haben. Bei den letzteren scheint die äussere Faltenbildung den Genitalkomplexen völlig zu entsprechen; eine Ausnahme hievon bildet aber die Strobila von *Amphicotyle heteropleura* (Dies.); hier entsprechen, im Gegensatz zum Verhältnis bei den *Bothriocephalus*-Arten die primären Falten den Genitalkomplexen völlig, während später diese Anordnung durch das Auftreten von Sekundärfalten derart verwischt wird, dass 3—4 »äussere Glieder» auf jeden Genitalkomplex fallen (vgl. Lühe 1902 b; Schumacher 1914, p. 151). Eine weitere Form, deren Aussehen von dem der übrigen hier erwähnten Formen abweicht, ist *Ligula*; bei ihr ist die Strobila des geschlechtsreifen Tieres nur im vordersten Teil gefaltet, ohne dass diese Falten der Anordnung der Genitalkomplexe entsprächen (vgl. Lühe 1898).

Nach Spengel (1905) und mit ihm Grohmann (1906) sind die Proglottidenbildung und die äussere Faltenbildung ganz unabhängig von einander entstanden, wobei der letzteren eine lokomotorische Aufgabe beizumessen sei. Ohne auf die Frage über die Funktion dieser Bildung hier eingehen zu können, muss ich im Gegensatz zu Spengel als meine Ansicht aussprechen, dass die äussere Faltenbildung eine, freilich nicht immer notwendige, Folgeerscheinung der Proglottidenbildung ist, auch wenn sie während der ontogenetischen Entwicklung früher als diese auftritt. Als Beleg für diese

Auffassung möchte ich die Verhältnisse bei den Strobilen der *Bothriocephalus*-Arten heranziehen. Bei ihnen fallen ja, wie gesagt, die primär auftretenden und am stärksten ausgebildeten Falten mit der inneren Abgrenzung der einzelnen Gruppen von Genitalkomplexen zusammen, während die später angelegten der Lage der einzelnen Komplexe innerhalb der »Doppelproglottiden» entsprechen. Mir scheinen diese Umstände allerdings so gedeutet werden zu können, dass die später angelegten Falten nur Überreste einer ehemaligen Abgrenzung aller Genitalkomplexe sind, aus welchem Grunde sie schwächer ausgebildet sind als die zuerst angelegten, mit der inneren Abgrenzung noch im Zusammenhange stehenden Falten. Bei *Schistocephalus*, der ohne Zweifel von *Dibothriocephalus*-ähnlichen Formen herzuleiten ist, hätten wir es dann mit derselben Erscheinung wie bei den »Doppelproglottiden» der *Bothriocephalus*-Arten zu tun: die Proglottidenbildung ist hier aus Gründen, auf die ich später zurückkomme, sekundär aufgehoben, während die entsprechenden äusseren Falten noch bestehen. Bei der nächstverwandten *Ligula* sind sie dagegen bis auf unbedeutende, spät auftretende Überreste verschwunden, die übrigens mit der Launenhaftigkeit stark rudimentärer Organe den inneren Genitalkomplexen nicht mehr entsprechen. In gleicher Weise betrachte ich die völlige Abwesenheit der äusseren Falten bei den *Triaenophorus*-Arten als eine sekundäre Erscheinung: die acraspede *Triaenophorus*-Strobila verhält sich zu den craspedoten Strobilen der übrigen Triaenophoriden wie *Ligula* zu *Schistocephalus*. Auch bei den *Eubothrium*-Arten scheinen mir die äusseren Falten auf eine ehemalige Proglottidenbildung zurückführbar zu sein und dies um so mehr, als hier die Dotterstocksfollikel der einzelnen Genitalkomplexe von einander abgetrennt sind. Mit Ausnahme der bei *Amphicotyle* auftretenden Sekundärfalten haben wir es also in allen Fällen von äusserer Faltenbildung bei Formen ohne Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe wahrscheinlich mit Rudimenten einer ehemaligen Proglottidenbildung zu tun. Im Anschluss an die Verhältnisse bei diesen Formen wäre auch das Fehlen einer inneren Abgrenzung der Genitalkomplexe bei den nahezu oder völlig acraspeden Strobilen von *Ligula* und *Triaenophorus* als ein sekundärer Zustand zu betrachten. Nur bei den acraspeden Strobilen der Cyathocephalinen scheint mir nichts dagegen zu sprechen, dass die mangelnde Proglottidenbildung eine primäre Erscheinung sei.

Wie die Sekundärfalten bei *Amphicotyle* aufzufassen sind, ist dagegen schwer zu sagen; meiner Meinung nach sind sie als eine für diese Art eigentümliche Bildung aufzufassen, die vielleicht mit der kräftigen Entwicklung der peripher liegenden Dotterstocksfollikel zusammenhängt. Als Stütze einer derartigen Vermutung könnte die mächtige Ausbildung der äusseren Falten bei der Gattung *Fistulicola* angeführt werden, welche Falten der hauptsächlichste Sitz der auch hier sehr zahlreichen Dotterstocksfollikel sind.

Die Pseudophyllideenstrobilen scheinen zum grossen Teil anapolytisch zu sein; wenigstens gilt dies für die Strobilen von *Diplocotyle*, *Bothrimonus* und *Cyathocephalus*, wo das Hinterende stets abgerundet bzw. zugespitzt und mit einer Öffnung für die Exkretionsstämme versehen ist. Als weitere sicher anapolytische Formen können wir *Ligula* und *Schistocephalus* nennen und nach dem mir vorliegenden Materiale zu urteilen gehören auch die Strobilen der *Triaenophorus*-und *Eubothrium*-Arten zu diesem Typus. Über eine eventuell vorkommende Ablösung einzelner Glieder bei den Pseudophyllideen wissen wir nur sehr wenig; ich selbst wenigstens kenne, weder aus der Literatur noch aus eigenen Beobachtungen, einen Fall, wo einzelne freie Pseudophyllideenproglottiden angetroffen wurden. Ich glaube jedoch mit Sicherheit behaupten zu können, dass die Strobilen von *Abothrium gadi* und *Parabothrium bulbiferum* apolytisch sind; bei diesen Arten habe ich nämlich eine primäre Endproglottis nie beobachtet, dagegen findet man bisweilen, dass die letzte Proglottis von den übrigen schärfer abgetrennt und wie im Abfallen begriffen ist. Bei anderen Pseudophyllideen habe ich derartige Tatsachen, die auf eine successive Ablösung einzelner Proglottiden deuten, nicht beobachtet, wohl aber, dass grössere oder kleinere Strecken der Strobila abgeworfen werden; für *Dibothriocephalus latus* ist dies ja eine schon seit langem her bekannte Tatsache. Es scheint dies ferner eine für die *Bothriocephalus*-Arten charakteristische Erscheinung zu sein; zur Zeit bin ich jedoch leider nicht in der Lage, diese Frage ganz ins Reine zu bringen, halte es aber trotzdem nicht für unangemessen, in diesem Zusammenhange die mir bis jetzt bekannten Tatsachen zu erwähnen. Oft habe ich bemerkt, dass bei in Aquarien gehaltenen Exemplaren von *Cottus scorpius* grössere oder kleinere Stücke der bei ihnen parasitierenden *Bothriocephalus*-Art aus dem After heraushängen und nach kurzer Zeit entleert werden. Ob es sich

in diesem Falle nur um grössere Strobilastücke oder um ganze Strobilen bis auf den Scolex gehandelt hat, ist wegen des in jedem Wirte massenhaften Auftretens der Schmarotzer unmöglich festzustellen. Durch einen glücklichen Zufall konnte ich aber im Sommer 1919 eine Beobachtung machen, die zugunsten der ersteren Deutung zu sprechen scheint. Bei einem Besuche an der biologischen Station Klubban, Bohuslän, teilte mir Fil. lic. Å. Grenholm mit, er habe wenige Tage vorher in einem seiner Aquarien beobachtet, dass ein etwa 4 cm langes Bandwurmstück ohne Kopf von einem *Bothus rhombus* abgegangen sei. Beim Untersuchen des mir gütigst zur Verfügung gestellten Fisches fand ich in dessen Darmkanal ein einziges Exemplar von *Bothriocephalus bipunctatus* (Zeder); der hinterste Teil der Strobila, etwa zehn Genitalkomplexe enthaltend, war von dem übrigen Körper fast völlig abgetrennt. Im Sommer 1920 habe ich in Klubban an einem von mir im Aquarium gehaltenen Exemplar von *Spinachia vulgaris* dieselbe Beobachtung gemacht. Ein etwa 20 mm langes Bandwurmstück, dessen Uteri alle voll von Eiern waren, wurde mit den Fäcalien entleert; bei der Section des Fisches am anderen Tage fand sich im Darme ein einziges Exemplar einer *Bothriocephalus*-Art [wohl = »*Bothriocephalus spinachiae* n. sp. inquirenda» Olsson (1893)], an dessen Hinterende ein dem Abgegangenen ähnliches Stück schon fast völlig von der übrigen Strobila abgetrennt war. Ohne auf Grund dieser einzeln stehenden Beobachtungen allzu weitgehende Schlussfolgerungen ziehen zu wollen, deuten wohl diese Funde darauf hin, dass eine abermalige Ablösung grösserer oder kleinerer Strobilastücke bei diesen *Bothriocephalus*-Arten vorkommen kann und vielleicht zu den normalen Erscheinungen dieser und anderer Arten der Gattung gehört.

Ich gehe nun zu den Erscheinungen der Lebensdauer und des Saisonauftretens der Pseudophyllideen über. Was wir hierüber schon wissen ist ebenfalls sehr wenig, und meine eigenen Untersuchungen über dieses Thema sind aus schon oben angeführten Gründen noch sehr fragmentarisch. Das mir vorliegende Material erlaubt jedoch für einige Formen Zusammenstellungen von Daten über das Vorkommen und die Zeit der Geschlechtsreife bzw. Eierproduktion, die im Vergleich mit schon bekannten Tatsachen für die Beurteilung der uns in diesem und dem folgenden Kapitel beschäftigenden

Fragen von Interesse sein können, ohne dass man auf Grund derselben zu ganz sicheren Schlussfolgerungen berechtigt sein kann.

Eine der wenigen Formen, für welche ausführlichere Angaben in dieser Richtung vorliegen, ist *Eubothrium rugosum* aus *Lota lota*. Die ersten und ausführlichsten Beobachtungen über diese Art rühren von SCHAUINSLAND (1885) her und geben ein fast vollständiges Bild der Entwicklung dieses Parasiten im definitiven Wirt. Die Darstellung bei SCHAUINSLAND lautet wie folgt: »Ich fand diesen Bandwurm in ausserordentlich reichlicher Menge in allen daraufhin untersuchten Exemplaren von Lota vulgaris, wo er die appendices pyloricae und den Anfangsabschnitt des Darmes so vollkommen ausfüllte, dass es wunderbar erschien, wie die Nahrung hier noch ihren Durchgang finden konnte. Jedenfalls konnten die Pylorusanhänge nicht zur Verdauung dienen, da sie von den Würmern so prall angefüllt waren, dass es kaum möglich war, dieselben herauszuziehn. Das ist jedoch nur in den Wintermonaten und im Frühjahr der Fall. Ende December oder im Laufe des Januar beginnt Bothr. rugosus Eier zu produciren, welche Anfangs Februar die ersten Entwicklungserscheinungen erkennen lassen. Im Juni oder Juli sind reife Embryonen in den Eiern enthalten; es lösen sich dann grosse Stücke des Bandwurmkörpers ab und gelangen mit den fäces ins Wasser. Im August und in den Herbstmonaten waren die von mir untersuchten Quappen gänzlich frei von den Parasiten. Leider habe ich es unterlassen zu untersuchen, ob in der Darmschleimhaut vielleicht noch die Köpfe der Bothriocephalen vorhanden waren. Ich kann es daher auch nicht behaupten, ob die kleinen noch nicht geschlechtsreifen Würmer, die man bereits in den letzten Herbst-und den ersten Wintermonaten wiederfindet, von einer neuen Infizirung herrühren, oder ob sie nur an den Köpfen von Neuem gesprosst sind». »Man wird kaum fehlgehn, diese Periodicität in der Eiablage auf Anpassung an äussere Einflüsse zurückzuführen. — — — Das Ausschlüpfen der Embryonen wird abhängig sein entweder von Eigenthümlichkeiten des ersten Wirthes selbst (Laichzeit etc.) oder wird zusammenhängen mit gewissen Eigenschaften oder Lebensverhältnissen des nächsten, so dass dadurch gerade nur zu einer g e w i s s e n Zeit die günstigsten Chancen für die Entwicklung und das Einwandern der Larven vorhanden sind.» (l. c., p. 8, 9).

Im Anschluss hiezu bemerkt MÜHLING (1898): »Auch ich fand dementsprechend im März zahlreiche, im August (Memel) und

October (Rossitten) dagegen gar keine Bothriocephalen in der Quappe.» Mit diesen Resultaten stimmen auch die von G. SCHNEIDER (1903) mitgeteilten Funde gut überein; er fand *Eubothrium rugosum* im Dezember nicht völlig geschlechtsreif, während einige am 6. Mai eingesammelte Exemplare reife Eier besassen.

Meine eigenen Beobachtungen über das Auftreten von *Eubothrium rugosum* in *Lota* stimmen mit diesen früheren Angaben recht gut überein, nur scheint die Infektion in den Gegenden, aus welchen mein Material stammt, eine viel schwächere zu sein, was alles aus der folgenden Tabelle hervorgeht:

Vorkommen von *Eubothrium rugosum* (BATSCH) in *Lota lota* (L.).

Ort	Datum	Zahl der untersuchten Wirte	Zahl der gefundenen Strobilen	Länge der Strobilen in mm	Stadium der Entwicklung der Geschlechtsorgane
Upsala	5.IX.1917	1	5	1,4—12	Ohne Anlagen der Geschlechtsorgane
»	9.IX.1916	1	1	350	Spuren von Anlagen der Geschlechtsorgane
»	21.X.1914	1	2	c:a 50	Ohne Anlagen der Geschlechtsorgane
Gothenburg	19.XI.1910	2	0	—	—
Upsala	20.XI.1915	1	0	—	—
Gothenburg	28.I.1911	1	1	420	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
»	6.II.1911	1	1	295	Geschlechtsorgane angelegt, aber nicht funktionierend
Upsala	9.II.1916	1	3	c:a 100	Geschlechtsorgane ausgebildet, keine Eier
»	26.II.1916	1	1	140	Geschlechtsorgane ausgebildet, keine Eier
Gothenburg	18.III.1911	1	0	—	—
Upsala	26.IV.1918	1	16	c:a 100	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
»	29.V.1918	1	12	125—520	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus

Auf Grund der grossen Übereinstimmung zwischen allen Beobachtungen über diese Art sind wir wohl zu der Schlussfolgerung berechtigt, dass sie in bezug auf Entwicklung der Strobila und der Geschlechtsorgane ausgesprochen periodisch ist. Ob sie betreffs ihres Vorkommens ebenfalls periodisch d. h. einjährig ist, geht vielleicht nicht mit derselben Sicherheit hervor. Die negativen

Funde Schauinsland's werden ja von ihm selbst als nicht ganz einwandfrei angesehen; sein Bedenken scheint sich aber lediglich auf eine Angabe bei Eschricht (1841) über das Vorkommen von »*Bothryocephalus punctatus*« in *Cottus scorpius* zu stützen, nach welcher Angabe die Strobilen dieser Art während des Spätsommers und Herbstes abgestossen würden, worauf die zurückgebliebenen Scoleces neue Strobilen produzieren*). Um so beweiskräftiger scheinen mir die negativen Funde von Mühling zu sein, da dieser Forscher durch die Untersuchung von Schauinsland seine Aufmerksamkeit auf das eventuelle Vorkommen von *Eubothrium*-Scoleces in den Herbstmonaten gerichtet haben muss. F ü r die Annahme, dass *Eubothrium rugosum* einjährig ist, scheint mir ausser den negativen Funden von Schauinsland und Mühling der Umstand zu sprechen, dass, soweit ich an meinem Materiale finden konnte, sowohl an den jüngsten wie an den ausgewachsenen Strobilen (mit Ausnahme eines offenbar beschädigten Exemplares) das primäre Hinterende stets vorhanden ist, was ja nicht der Fall sein könnte, wenn die Strobilen von »übersommernden« Scoleces aufs neue herausgewachsen wären.

Über das Vorkommen der nächstverwandten Art *Eubothrium crassum* (Bloch) im Rheinlachse ist nach den eingehenden Untersuchungen von Zschokke (1891) folgendes bekannt: »Der B o t h r i o c e p h a l u s des Lachses nimmt bei den im Rhein gefangenen Exemplaren im Frühjahr und Sommer an Häufigkeit gewaltig zu, um vom August an seltener zu werden und im Dezember nur noch den fünften Theil sämmtlicher Fische zu infiziren. Im Juni und Juli sind alle Rheinlachse Träger dieses Bandwurmes. — — — Um diese Thatsachen noch besser zu beleuchten, müssen wir beifügen, dass im Winter nicht nur die Zahl der infizirten Fische, sondern auch die Individuenzahl der schmarotzenden Würmer auffällig abnimmt. Im November und Dezember speziell bevölkern nur vereinzelte schwächliche Exemplare des B o t h r i o c e p h a l u s die Pyloranhänge des Rheinlachses. Oft handelt es sich um blosse, kaum noch erkennbare Bruchstücke des Parasiten. Im Frühjahr bis im Juli erscheinen Fische, deren Pyloranhänge von grossen Massen wohl ausgebildeter

*) Da meine Untersuchungen über das Saisonauftreten der *Bothriocephalus*-Arten noch nicht abgeschlossen sind und diese Frage für die folgende Darstellung von nebensächlicher Bedeutung ist, will ich auf die Eschricht'sche Darstellung in diesem Zusammenhange nicht eingehen.

Bandwürmer strotzen und die oft daneben noch Hunderte ganz jugendlicher Grubenköpfe tragen.»

Trotzdem Angaben über Entwicklung der Geschlechtsorgane und Vorkommen bzw. Fehlen von Eiern mangeln, ist aus der oben referierten Mitteilung von ZSCHOKKE unzweifelhaft zu schliessen, dass sich *Eubothrium crassum* in bezug auf sein Auftreten im definitiven Wirt ebenso verhält wie *E. rugosum*, nur mit der Ausnahme, dass für *E. crassum* das gleichzeitige Vorkommen von alten und sehr jungen Exemplaren nicht selten beobachtet werden kann (und zwar, nach den in diesem Falle recht unvollständigen Angaben ZSCHOKKE's über den Ostseelachs, häufiger in diesen als in den Rheinlachsen), was vielleicht auf ein weniger stark markiertes Saisonauftreten der Zwischenwirte zurückzuführen ist.

Selbst habe ich nur in den Monaten Mai und Juli Gelegenheit gehabt, nach diesem Parasiten zu suchen und habe dann stets zahlreiche ausgewachsene und mit Eiern versehene Strobilen gefunden. Vor einigen Jahren erhielt ich von Prof. Dr. A. BERGMAN, Stockholm, nebst dem Darme, worin sie gefunden wurden, zahlreiche Cestoden zur Bestimmung, die einem bei Älvkarleö, Schweden, im Oktober gefangenen Lachs entstammten und welche aller Wahrscheinlichkeit nach zu *E. crassum* gehören. Es waren aber ausschliesslich sehr junge Exemplare, einige nur aus dem Scolex bestehend bis zu solchen von etwa 15 mm Länge, und alle rührten, nach der Organisation des Hinterendes zu urteilen, von einer Neuinfektion her. In Anbetracht des regelmässigen Vorkommens von ausgewachsenen Strobilen in den Sommermonaten scheint mir dies eine weitere Stütze der Annahme, dass die *Eubothrium*-Arten im definitiven Wirte nur eine Geschlechtsperiode erleben, oder mit anderen Worten, dass sie einjährige Formen sind.

Wenn wir von den oben kurz erwähnten Angaben bei ESCHRICHT (1841) absehen, liegen von anderen Pseudophyllideen aus Fischen nur sehr spärliche Angaben über Lebensdauer und Zeit der Geschlechtsreife vor. Für *Triaenophorus tricuspidatus* aus *Esox lucius* besitze ich aber schon so viel Material, dass es für eine vorläufige Diskussion in dieser Hinsicht zu genügen scheint. Mit Ausnahme einiger Einzelbeobachtungen, die in diesem Zusammenhange so gut wie keine Bedeutung haben, sind die früheren Angaben über diese Art sehr spärlich; sie beschränken sich, so viel ich sehen kann, darauf, dass SCHAUINSLAND in seiner oben zitierten Arbeit bemerkt, er habe diesen

Parasiten »stets und zu jeder Jahreszeit» in reichlicher Menge in den untersuchten Hechten vorkommend und eierproduzierend gefunden, während andrerseits nach C. PARONA (1887, p. 278) die Hechte nur im Frühling, im Herbste dagegen nicht infiziert sind.

In diesem Falle stimmen meine Funde mit denjenigen SCHAUINSLAND's gar nicht überein. Meine Aufmerksamkeit wurde auf diesen Umstand dadurch gelenkt, dass ich im Herbste 1915 eifrig nach *Triaenophorus*-Eiern suchte, weil ich in diesen das am leichtesten zu erbeutende Objekt für experimentelle Untersuchungen über die ersten Phasen der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Pseudophyllideen erblickte, zu welchen Untersuchungen ich durch den ein paar Monate vorher gemachten Fund der damals noch unbekannten Larvenformen aus *Cyclops viridis* angeregt wurde (vgl. NYBELIN 1918 a). Meine Bemühungen, *Triaenophorus*-Eier zu verschaffen, blieben aber den ganzen Herbst und Vorwinter hindurch erfolglos, trotzdem der gesuchte Parasit in keinem der untersuchten Hechte fehlte. Erst im Februar schien die Eierproduktion zu beginnen, eine grössere Menge von Eiern war aber erst von April an zu erbeuten. Da ich in diesem Falle ebensowenig wie in anderen Fällen auf die Frage nach der Zeit der Geschlechtsreife und der Eierproduktion eingestellt war, bin ich leider beim Zusammenstellen der einzelnen Daten lediglich auf das noch aufbewahrte Material angewiesen. Diese Zusammenstellung gestaltet sich folgendermassen:

Vorkommen von *Triaenophorus tricuspidatus* (BLOCH) in *Esox lucius* L.

Ort	Datum	Zahl der untersuchten Wirte	Zahl der gefundenen Strobilen	Stadium der Entwicklung der Geschlechtsorgane
Upsala	9.X.1915	1	Wenige	Anlagen der Geschlechtsorgane
»	16.X.1915	1	»	Anlagen der Geschlechtsorgane
»	21.X.1914	1	»	Ohne Anlagen der Geschlechtsorgane
»	20.XI.1915	1	Mehrere	Geschlechtsorgane ausgebildet, keine Eier
»	22.XI.1915	1	Zahlreiche	Geschlechtsorgane ausgebildet, keine Eier
»	9.II.1916	5	Mehrere	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
»	21.III.1917	1	Sehr zahlreiche	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus

Ort	Datum	Zahl der untersuchten Wirte	Zahl der gefundenen Strobilen	Stadium der Entwicklung der Geschlechtsorgane
Upsala	8.IV.1916	1	Zahlreiche	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
Gothenburg	9.IV.1910	1	»	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
Upsala	15.IV.1916	1	Mehrere	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
Gothenburg	30.IV.1910	1	Zahlreiche	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus
»	1.V.1911	1	»	Geschlechtsorgane ausgebildet, Eier im Uterus

Hiezu kommt ferner, dass die negativen Funde betreffs des Vorkommens von *Triaenophorus tricuspidatus* in den von mir untersuchten Hechten einzig in die Monate Juli und August fallen (Motalaström, 6. VII. 1919, 4 Exemplare, Tåkern 13. VIII. 1915, 1 Exemplar untersucht). Zu diesen Funden muss jedoch bemerkt werden, dass es sich um Hechte aus Gegenden handelt, wo *Triaenophorus* zwar vorkommt, die Häufigkeit der Infektion aber mir unbekannt ist; sie können daher mit den oben angeführten Funden nicht direkt verglichen werden und sind aus diesem Grunde in der Tabelle nicht mit angeführt.

Wenn auch diese Statistik allzu klein ist, um als Grund sicherer Aufschlüsse über die Zeit der Geschlechtsreife bzw. Eierproduktion bei *Triaenophorus tricuspidatus* zu gelten (besonders die negativen Funde scheinen mir aus den erwähnten Gründen nicht genügend beweiskräftig, auch wenn sie mit der oben zitierten Angabe bei Parona gut übereinstimmen), scheint mir doch so viel daraus hervorzugehen, dass die Angabe von Schauinsland, *Triaenophorus* erzeuge zu jeder Jahreszeit Eier, keine Allgemeingültigkeit besitzt, sondern dass statt dessen *Triaenophorus* betreffs der Zeit der Eierproduktion, wenigstens in gewissen Bezirken, eher mit *Eubothrium rugosum* übereinstimmt und gleich diesem im geschlechtsreifen Zustande einjährig sei.

Eine Reihe Einzelbeobachtungen über verschiedene andere Pseudophyllideen aus Fischen haben mich zu der Überzeugung gebracht, dass sie sich meistens in ähnlicher Weise periodisch in bezug auf Geschlechtsreife und Eierproduktion verhalten. Hievon macht jedoch

Abothrium gadi eine Ausnahme; diese Art habe ich nämlich zu jeder Jahreszeit geschlechtsreif und eierproduzierend gefunden; sie ist also mit Sicherheit in ihrer geschlechtlichen Entwicklung nicht periodisch und wahrscheinlich auch nicht einjährig, wenn auch die Lebensdauer kaum festzustellen ist. Ebenso verhält sich wohl auch die nahe verwandte Art *Parabothrium bulbiferum*, von welcher ich aber nur aus den Sommermonaten stammendes Material besitze. Eine weitere Ausnahme bilden vielleicht die *Diplocotyle*-Arten; das mir vorliegende Material gestattet freilich keine sicheren Aufschlüsse; betreffs *D. nylandica* (G. Schneider) habe ich jedoch konstatieren können, dass sich diese Art nicht nur im Frühsommer (Juni), sondern auch im September und Dezember in lebhafter Eierproduktion befindet.

Hinsichtlich der Lebensdauer der in Warmblütern parasitierenden Pseudophyllideen ist es ja seit langem bekannt, dass *Dibothriocephalus latus* mehrere Jahre hindurch leben kann und während dieser Zeit, unabhängig von den Jahreszeiten, zu ununterbrochener Eierproduktion fähig ist. Ebenso wissen wir durch experimentelle Untersuchungen von Seite mehrerer Autoren, dass *Ligula* und *Schistocephalus* nur wenige Tage im Darm des definitiven Wirtes bleiben.

Betreffs der Wachstumsvorgänge der Strobila ist es wohl überflüssig zu bemerken, dass sie in engem Zusammenhange mit der Erscheinung der Apolysie bzw. Anapolysie stehen, indem der Zuwachs der anapolytischen Strobilen natürlich beschränkt sein muss, der der apolytischen dagegen während des ganzen Lebens der Individuen ein unbeschränkter ist. Der beschränkte Zuwachs kann sich nun bei einigen Formen schon vor dem Überführen in den definitiven Wirt vollenden, wie z. B. bei *Cyathocephalus*, *Ligula*, *Schistocephalus* und meistens wohl auch bei *Triaenophorus*, bei anderen wächst die Strobila erst im definitiven Wirte aus, wobei die Geschlechtsorgane erst angelegt werden, nachdem die Strobila ganz ausgewachsen ist, wie z. B. bei *Eubothrium rugosum* (vgl. Tabelle I.) und wohl auch anderen *Eubothrium*-Arten. Dasselbe scheint auch mit *Ancistrocephalus microcephalus* der Fall zu sein; von dieser letzten Art liegen mir jedenfalls meterlange Strobilen vor, welche jeder Spur von Genitalorganen entbehren.

Es ist nun interessant zu konstatieren, dass diese Formen mit beschränktem Zuwachs dieselben sind, bei welchen ich im vorigen Kapitel das Fehlen einer

histologisch markierten Proliferations- oder Keimzone feststellen konnte, während die apolytischen Strobilen durchgehend mit einer solchen versehen sind. Es liegt dann nahe, diese Erscheinungen mit einander in Zusammenhang zu bringen. Zuerst glaubte ich, dass die Keimzone, die ja nichts anderes als eine Anhäufung von in reger Teilung sich befindenden Parenchymzellen ist, nach vollendetem Zuwachs der Strobila aus natürlichen Gründen als solche nicht mehr zu erkennen sei, dass sie aber während des Heranwachsens der Strobila vorhanden sein müsste. Schnitte sowohl durch *Triaenophorus*-Larven wie durch die oben erwähnten sehr jungen Exemplare von *Eubothrium crassum* belehrten mich aber bald, dass dies durchaus nicht der Fall ist; eine histologisch nachweisbare Keimzone war hier ebensowenig wie bei den ausgewachsenen Individuen vorhanden. Es muss also bei den anapolytischen Strobilen ein sozusagen »diffuser« Längenzuwachs bestehen, während der Zuwachs bei den apolytischen Formen hauptsächlich in den vordersten Teil der Strobila verlegt zu sein scheint, und hier die sog. Keim- oder Proliferationszone bildet. Vor irgend einem Teil der Haftapparate kann nun diese Keimzone natürlich nicht gelegen sein, weil diese Teile in solchem Falle früher oder später vom vordersten Körperende mehr oder weniger weit entfernt werden würden; alles, was in irgend einer Beziehung zu den Haftorganen und folglich auch dem dieselben tragenden Vorderende oder Scolex steht, muss also von der Zuwachszone ausgeschaltet sein und vor derselben liegen. Pintner hat also mit seiner im Beginn des vorigen Kapitels angeführten Definition des Scolex unzweifelhaft des Richtige getroffen, soweit es sich um Formen mit unbeschränktem Zuwachs und Keimzone handelt; wo eine solche fehlt, scheint mir für die Begrenzung des Scolexabschnittes nichts anderes möglich, als diese, wie ich es eben vorgeschlagen habe, nach der Ausdehnung der Haftorgane zu bestimmen.

Es ist ferner bemerkenswert, dass die Anapolysie bzw. Apolysie der Pseudophyllideenstrobilen auch mit einer zweiten Erscheinung, dem Fehlen oder Vorhandensein einer inneren Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe zusammenfällt. Auch in diesem Falle glaube ich mich dazu berechtigt, die beiden Tatsachen in direkten Zusammen-

hang mit einander zu bringen: wo die Genitalkomplexe einzeln oder in grösseren oder kleineren Partien abgestossen werden, muss dafür gesorgt sein, dass die Strobila dadurch nicht in, für die innere Organisation unvorteilhafter Weise zerbrochen oder zerrissen wird; durch die innere Abgrenzung einzelner Genitalkomplexe oder, wie bei den *Bothriocephalus*-Arten, Gruppen von solchen, wird einem derartigen Schaden vorgebeugt, indem so die Ablösung an dafür geeigneten Stellen vorbereitet wird. Die Ausbildung einer Transversalmuskellage wie bei *Abothrium* und *Parabothrium*, oder einer Interproglottidalzone wie bei manchen Cyclophyllideen könnte sogar als eine der Ablösung vorgreifende Vernarbung oder als eine an die Erscheinungen prädisponierter Autotomie erinnernde Einrichtung gedeutet werden. Nach dieser Deutung wäre anderseits bei den anapolytischen Strobilen eine innere Abgrenzung oder Proglottidenbildung ganz sinnlos; sie kommt ja auch, wie gesagt, bei diesen Formen nicht vor.

In diesem Zusammenhange seien einige Worte der Bedeutung der Apolysie gewidmet. Im allgemeinen wird sie wohl als eine Anpassung für die Zerstreuung der Eier bei Formen ohne Uterinöffnung betrachtet (vgl. »Bronn», p. 1226; Pintner 1913, p. 17). Dies ist sicherlich in vielen Fällen zutreffend, wie z. B. bei den Taenien des Menschen und manchen anderen Cestoden; unter den Pseudophyllideen finden wir aller Wahrscheinlichkeit nach, wie weiter unten besprochen werden soll, bei den Abothriinen dieselbe Erscheinung wieder. Diese Erklärung ist jedoch nicht in allen Fällen von Apolysie befriedigend, einmal nicht in denjenigen, wo eine Uterinöffnung vorhanden ist, durch welche die Eier allmählich nach aussen befördert und auf diese Weise verstreut werden, wie z. B. bei *Dibothriocephalus latus*. Schon Braun hat diesen Umstand bemerkt und auch eine, meiner Meinung nach glückliche Erklärung gefunden: »Wenn in solchen Fällen schliesslich ebenfalls Glieder abgestossen werden, so mag dies mehr mit der Unmöglichkeit der betreffenden Art, eine gewisse wenn auch schwankende Länge und Gliederzahl zu überschreiten, zusammenhängen, als mit der Nothwendigkeit, der erzeugten Brut den Austritt aus dem Körper des Wirthes zu ermöglichen» (»Bronn», p. 1226). Dieses allmähliche Absterben einzelner Glieder oder Gliedergruppen ist also in biologischer Hinsicht mit der Apolysie der Taenien nicht gleichwertig; um dieser Tatsache auch in der Terminologie einen Ausdruck zu geben, könnte diese Form von Apolysie, unter Voraussetzung,

dass man mit der Benennung Apolysie s. str. in erster Linie die automatische Ablösung als Anpassung für die Zerstreuung der Eier bezeichnen will, als Pseudoapolysie bezeichnet werden.

Die Erscheinungen der Eu- und Hyperapolysie können aber weder auf ein allmähliches Absterben, noch allein auf eine Einrichtung für Zerstreuung der Eier zurückgeführt werden, sondern müssen ihren Grund in anderen Verhältnissen haben. Erstens ist zu bemerken, dass diese Erscheinungen fast ausschliesslich unter den Cestoden der Haie und Rochen zu finden sind und unter diesen wiederum anscheinend nur bei zarten Strobilen; so sind die *Acanthobothrium*-Arten eu- bis hyperapolytisch, während die nahe verwandte, muskelkräftige Art *Onchobothrium uncinatum* (Rud.) einfach apolytisch ist; die zarte Kette von *Trilocularia gracilis* Olsson ist hyperapolytisch, die kräftigen Strobilen von z. B. *Monorygma perfectum* (P. J. v. Beneden) dagegen apolytisch u. s. w. Im vorigen Kapitel habe ich darauf hingewiesen, dass die Parasiten der Selachier in der Regel mit überaus kräftigen Haftorganen versehen sind und habe diese Erscheinung in Zusammenhang mit der Beschaffenheit des Darminhaltes gebracht. Es scheint mir nun sehr plausibel, dass die gewaltsame Reibung auch auf den Bau der Strobilen einwirken muss. Muskelkräftige Formen können wohl dieser Reibung widerstehen, lange und zarte Strobilen dagegen schweben in Gefahr, ganz oder teilweise abgerissen und nach aussen befördert zu werden, ehe sie noch ihre geschlechtliche Reife erreicht haben. Um diesem Schaden vorzubeugen sind nun zwei Auswege denkbar, erstens dass die Geschlechtsreife sehr rasch erreicht wird, so zwar dass die ganze Strobila nur aus wenigen Proglottiden zu bestehen kommt, von welchen gleichzeitig nur eine oder ein paar reif sind, wie z. B. bei *Echinobothrium affine* Dies., oder zweitens, dass die Proglottiden sich frühzeitig von der Strobila ablösen und in den Schlupfwinkeln des Spiraldarmes verstecken oder sich sogar durch besondere Vorrichtungen an der Darmwand befestigen können, wie z. B. bei *Trilocularia;* wegen ihrer relativen Kleinheit sind die Proglottiden auf diese Weise sicherer gegen die Reibewirkung des Darminhaltes geschützt.

Wir können also unter den Cestoden in dieser Hinsicht wenigstens vier verschiedene Typen der Strobila unterscheiden: den anapolytischen, den pseudoapolytischen, den einfach apolytischen und den eu- bis hyperapolytischen Typus. Die Relation dieser Typen zu

einander könnte man sich meiner Ansicht nach folgendermassen vorstellen. Wenn die Vermehrung der Zahl der Genitalkomplexe bei den Cestoden, ähnlich wie die Vermehrung durch Redien- und Cercarienbildung bei den Trematoden, als eine Folge der parasitischen Lebensweise anzusehen ist, die wegen der grossen Vernichtung der Brut für die Erhaltung der einzelnen Formen nützlich oder gar notwendig ist, so muss natürlich ein unbeschränkter Zuwachs mit daraus folgender erhöhter Möglichkeit zu Eierproduktion als ein weiterer Fortschritt in dieser Richtung betrachtet werden. Wir können also den beschränkten Zuwachs als einen primitiveren Zustand betrachten, aus welchem sich, wo es die biologischen Umstände zugelassen haben, der unbeschränkte Zuwachs ausgebildet hat. Welche diese günstigen Umstände sein können, ist natürlich schwer zu sagen; nach dem gegenwärtig vorliegenden Tatsachenmaterial zu urteilen, scheint ein direkter Zusammenhang zwischen Anapolysie und Einjährigkeit einerseits und Apolysie in weiterem Sinne und Mehrjährigkeit zu bestehen und es scheint mir aus diesem Grunde sehr wahrscheinlich, dass der unbeschränkte Zuwachs in erster Linie von der Mehrjährigkeit bedingt sein muss. Es stellt sich aber dann wiederum die Frage auf, wie diese Mehrjährigkeit entstanden ist; für die Parasiten der Warmblüter könnte man ja an die von den Schwankungen der äusseren Temperatur ganz unabhängigen, und im übrigen verhältnismässig gleichartigen Lebensbedingungen denken; dass dies jedoch nicht in allen Fällen zutreffend ist, beweisen z. B. die Fischparasiten *Abothrium* und *Parabothrium*. Anderseits wieder können ja Parasiten aus Warmblütern in ihrem Auftreten periodisch sein. Ich bin deshalb wie SCHAUINSLAND geneigt, zum Teil auch mit gewissen biologischen Umständen der Wirte und Zwischenwirte als ausschlaggebende Faktoren zu rechnen. Wie dem auch sei, der unbeschränkte Zuwachs hat, wie oben bemerkt, ein allmähliches Absterben der ältesten Partien mit verbrauchten Geschlechtsorganen zur Folge und die Erscheinung, die ich oben als Pseudoapolysie bezeichnet habe, tritt ein. Hiemit ist aber auch die Möglichkeit gegeben, dass die Eier mit diesen abgestossenen Partien nach aussen befördert werden können, wodurch die Uterinöffnung als überflüssig reduziert werden kann; die Pseudoapolysie geht dann in die eigentliche Apolysie über. Ebenfalls lässt sich wohl gut denken, dass die extremen biologischen Anpassungserscheinungen der Eu- und Hyperapolysie (denn als solche müssen sie wohl nach

dem oben gesagten angesehen werden) aus der einfachen Apolysie allmählich hervorgegangen sind.

Fassen wir nun das über die Cestodenstrobilen Gesagte kurz zusammen, so können wir zwei Haupttypen unterscheiden; der eine ist durch Anapolysie, beschränkten Zuwachs, Fehlen einer Keimzone und einer inneren Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe gekennzeichnet und scheint ausserdem, soweit bekannt, nur einjährig oder von kurzer Lebensdauer zu sein, der andere ist apolytisch, besitzt unbeschränkten Zuwachs, Keimzone und Proglottidenbildung und ist ausserdem wahrscheinlich immer mehrjährig. Unter den apolytischen Strobilen können wir ferner je nach der verschiedenen Art der Ablösung einen pseudoapolytischen, einen einfach apolytischen und einen eu- bis hyperapolytischen Typus unterscheiden.

Ich habe ferner zu zeigen versucht, dass die verschiedenen apolytischen Typen als durch Anpassungen an verschiedenartige biologische Umstände auf den anapolytischen Typus zurückgeführt werden können. Dann ergibt sich die Frage: Ist die Anapolysie in allen Fällen als ein primärer Zustand zu betrachten?

Die Antwort auf diese Frage ist eigentlich schon mit der oben p. 21 versuchten Auseinandersetzung über die Bedeutung der »äusseren Gliederung» bei Formen ohne Proglottidenbildung gegeben; alle Formen, bei welchen die mangelnde Abgrenzung der einzelnen Genitalkomplexe als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten ist, müssen natürlich auch sekundär anapolytisch sein, da die Proglottidenbildung nach der oben näher ausgeführten Auffassung als eine Folgeerscheinung der Apolysie anzusehen ist. Unter den anapolytischen Strobilen sind es dann nur die der Cyathocephalinen, für welche nichts gegen die Auffassung zu sprechen scheint, dass ihre Anapolysie eine primäre Erscheinung sein kann. Wir müssen dann nachsehen, ob die Cyathocephalinen auch in anderen Hinsichten als ursprüngliche Formen gelten können.

Wir kommen hiemit auf zwei Fragen zu sprechen: erstens, welche Cestodenformen als die ursprünglichsten anzusehen sind, und zweitens, von welchen Formen diese wieder abstammen. Die letzte Frage ist bekanntlich in der Literatur mehrmals behandelt worden; der Kürze wegen muss ich zwar hier auf eine historische Übersicht derselben verzichten, was in diesem Zusammenhange auch verzeih-

lich erscheint; doch ist in der letzten Zeit eine ausführliche Behandlung dieser Probleme von SPENGEL (1905) vorgenommen worden, auf welche ich etwas näher eingehen will. Was erstens die Frage der Abstammung der Cestoden betrifft, wendet sich SPENGEL gegen die von CLAUS (1889) ausgesprochene Ansicht, dass die Cestoden von digenen Trematoden herzuleiten seien. Die von SPENGEL vorgebrachte Kritik scheint mir im grossen und ganzen völlig berechtigt; in bezug auf die Ähnlichkeit zwischen den Larvenformen der digenen Trematoden und denjenigen der Cestoden muss ich jedoch bemerken, dass diese Frage durch die letzten Untersuchungen über die postembryonale Entwicklungsgeschichte der Pseudophyllideen in ein etwas anderes Licht gekommen ist. Es scheint mir nämlich nicht möglich, die Ähnlichkeiten zwischen Miracidium und Oncosphaera, Cercarie und Procercoid sowie dem im Übertragungswirt parasitierenden, geschlechtslosen Stadium und Plerocercoid ohne weitere Prüfung gänzlich zu verwerfen; ob diese Ähnlichkeiten in der Tat als Beweis einer näheren Verwandtschaft gelten können, ist dagegen eine Sache, die meines Erachtens nach gegenwärtig unmöglich sicher zu entscheiden ist. Allerdings scheint mir die von SPENGEL versuchte Herleitung der Cestoden von Polystomeen auf Grund der Hakenbewaffnung gar nicht sicherer zu sein. SPENGEL hat übrigens selbst die Schwäche dieser Auffassung betont: »Einen festen Anhaltspunkt aber, um phylogenetische Beziehungen der Cestoden zu Polystomeen zu begründen — — — haben wir nicht«, und ausserdem ein »Argument für die Abstammung der Cestoden von Distomeen« angeführt, »und diesem scheint allerdings eine starke Beweiskraft nicht abzusprechen zu sein. Das ist die sehr weitgehende Übereinstimmung, welche der Geschlechtsapparat der Bothriocephaliden und damit auch des diesen verwandten *Caryophyllaeus* mit dem der Distomeen zeigt.». In dem Geschlechtsapparat ist es wohl wieder das gegenseitige Verhältnis der inneren weiblichen Genitalwege, das in erster Linie ausschlaggebend ist. Betreffs der Homologisierung dieses Komplexes bei Cestoden und Trematoden hat ODHNER (1912) den endgültigen Beweis dafür gebracht, dass in dieser Hinsicht eine völlige Übereinstimmung zwischen den Cestoden und den digenen Trematoden herrscht, während dasselbe Organsystem bei den monogenetischen Trematoden zum Teil eine andere Ausbildung besitzt und daraus folgenden Schluss gezogen: »Ich erachte es wirklich für ausgeschlossen, dass ein so kompliziertes Gangsystem

wie das fragliche durch lauter Konvergenzen ein zweites Mal unabhängig entstehen könnte» und ferner: »In diesen bisher nicht genügend gewürdigten Verhältnissen muss ich einen entscheidenden Beweis für die von einigen Seiten geleugnete gemeinsame Abstammung der Cestoden und der digenen Trematoden erblicken.» Indem ich dieser Auffassung Odhner's völlig beistimme, will ich nur hervorheben, dass er ausserdem mit diesem letzten Ausspruch die ganze Frage zurechtgelegt hat: es kann nicht, wie Claus und andere meinen, von einer Abstammung der Cestoden von digenen Trematoden, sondern nur von einer gemeinsamen Abstammung beider dieser parasitischen Plathelminthengruppen die Rede sein.

Als einen weiteren schwerwiegenden Beweis in derselben Richtung möchte ich die Organisation des Exkretionssystemes heranziehen. Auch hierin herrscht ja zwischen den digenen Trematoden und den Cestoden durch die am Hinterende des Körpers, meistens mit einer deutlich entwickelten Endblase ausmündenden Exkretionsstämme eine im Prinzip völlige Übereinstimmung, während die monogenetischen Trematoden mit ihren paarigen, dorsalen und nahe dem vorderen Körperende gelegenen Mündungen der Exkretionskanäle einen ganz abweichenden Typus repräsentieren.

Bei einem Versuche zu entscheiden, welche Cestoden als die ursprünglichsten anzusehen seien, müssen wir also von einem Vergleich mit den digenen Trematoden ausgehen. Wie schon Spengel hervorgehoben hat, sind die Pseudophyllideen durch das Vorhandensein einer Uterinöffnung und paariger Dotterstöcke als die primitivsten Formen zu betrachten; hiezu kommt sicherlich als ein wichtiger Charakter das Vorhandensein von dickschaligen gedeckelten Eiern und vielleicht auch die postembryonale Entwicklungsgeschichte. Unter den Pseudophyllideen scheinen mir wiederum die Cyathocephalinen und zwar die *Diplocotyle*-Arten in ihrer Organisation die ursprünglichsten Verhältnisse aufzuweisen. Ausser den eben angeführten Merkmalen, die sie mit den Dibothriocephaliden, Triaenophoriden und zum Teil auch mit den Ptychobothriiden gemeinsam haben, besitzen die Cyathocephalinen im Vorkommen von gut ausgebildeten Uterinaldrüsen (solche kommen zwar auch bei Dibothriocephaliden und Ptychobothriiden vor, sind aber hier nur sehr schwach entwickelt) ein Merkmal, das, wie unten p. 64 näher ausgeführt wird, auch den digenen Trematoden zukommt und wahrscheinlich von den gemeinsamen Urformen sowohl auf diese wie auf

die Cestoden übergegangen und somit auch als primitiv zu betrachten ist. Hiezu kommt ferner, dass die Cyathocephalinen die einzigen bis jetzt bekannten Cestoden sind, bei welchen mit den Prostatadrüsen der digenen Trematoden gleichwertige Bildungen vorhanden sind (vgl. unten p. 55). Endlich erblicke ich in der Lagebeziehung der drei Genitalpori bei *Diplocotyle* einen Zustand, der auch viel Ursprüngliches an sich trägt. Mit Rücksicht auf die verschiedenen Arten der Vereinigung der drei Genitalpori muss wohl ein Zustand, bei dem sowohl Cirrus als auch Vagina und Uterus getrennt ausmünden, als Ausgangspunkt angenommen werden. Wenn wir von den Cestodarien absehen, finden wir meines Wissens eine derartige Anordnung der drei Genitalpori unter den Pseudophyllideen (sowie unter den Cestoden überhaupt) zwar nirgends; die Verhältnisse bei *Diplocotyle* kommen aber, wie aus der unten gegebenen Beschreibung hervorgeht, dieser Anordnung sehr nahe; ausserdem liegt ja hier die Mündung des Uterus v o r derjenigen der Vagina, ein Zustand, der, bei keinen anderen Cestoden als den Cyathocephaliden vorkommend, unzweifelhaft in engerer Beziehung zu den Verhältnissen bei den digenen Trematoden steht, als es mit dem sonst bei den Cestoden vorkommenden der Fall ist.

Wir sind wohl also dazu berechtigt, die Cyathocephalinen als sehr ursprünglich organisierte, wahrscheinlich als die ursprünglichsten aller bis jetzt bekannten Cestoden anzusehen. Hieraus folgt natürlich nicht notwendig, dass sie auch betreffs der Organisation der Strobila ursprünglich sein müssen. Da andrerseits aber, wie wir oben gesehen haben, die Strobila der Cyathocephalinen dem einfach gebauten anapolytischen Typus angehört und nichts für die Annahme, dass die Anapolysie in diesem Falle sekundär entstanden wäre, zu sprechen scheint, können wir wohl in diesem Strobilatypus den ursprünglichsten aller bis jetzt bekannten erblicken. Von dieser Betrachtungsweise aus ist wohl auch die anapolytische Strobila, wie sie bei den Cyathocephalinen vorkommt, als derjenige Typus anzusehen, von dem man bei einer morphologischen Beurteilung des Cestodenkörpers in erster Linie auszugehen hat.

Wenn wir nun vom Mangel des Darmkanales und der verschiedenartigen Ausbildung der Haftorgane absehen, ist die bei den Cyathocephalinen vorkommende Strobila mit einem Trematodenindividuum bis auf die Vermehrung der Germarien und der männlichen und weiblichen Ausführungswege direkt vergleichbar und somit

ebenfalls als e i n Individuum zu betrachten. Ich will in diesem Zusammenhange nochmals den Umstand betonen, dass die anapolytische Strobila, soweit ich finden konnte, einer Keimzone entbehrt und demzufolge, gleich den Trematoden, »diffus» wächst; die Entstehung der Genitalkomplexe kann also nicht auf irgend eine Art von »Knospung» zurückgeführt werden. Wie schon unter anderen Spengel gezeigt hat, können wir die Vermehrung der Genitalorgane bei den Cestoden als eine, der Vermehrung im Jugendzustande bei den digenen Trematoden biologisch gleichwertige Erscheinung betrachten. Der prinzipielle Unterschied zwischen diesen beiden parasitischen Plathelminthengruppen liegt somit darin, dass sie das durch den Parasitismus und den damit zusammenhängenden komplizierten Wirtswechsel hervorgerufene Problem einer stark erhöhten Vermehrung auf verschiedene Weise gelöst haben. Auf die Frage, wie die vergrösserte Zahl der Geschlechtsorgane bei den Cestoden entstanden sein kann, brauche ich hier nicht einzugehen, da ich mich in dieser Hinsicht der ausführlichen Darstellung bei Spengel (l. c., p. 271—280) in allen wesentlichen Punkten anschliesse. Vorübergehend will ich nur als meine Ansicht aussprechen, dass der Mangel des Darmkanales als eine notwendige Voraussetzung für die Entstehung des Cestodenkörpers, besonders in seiner späteren, apolytischen Form, anzusehen ist.

Wenn nun die oben näher erörterte Ansicht richtig ist, dass die verschiedenen Strobilaformen bei den Cestoden als Modifikationen auf Grund biologischer Anpassungen aus dem primär anapolytischen Typus herzuleiten seien, so müssen sie wohl auch betreffs ihrer morphologischen Natur in demselben Sinne, also ebenfalls als e i n Individuum gedeutet werden. Wie schon Spengel hervorgehoben hat, ist die Erscheinung der Eu- und Hyperapolysie der »Hauptstützpunkt für die Lehre von der Individualität der Proglottis» und ausserdem das einzige noch bestehende Argument für die Auffassung der polyzootischen Natur der Cestoden. Ist aber diese Erscheinung nicht, wie die Anhänger dieser letzteren Ansicht angenommen haben, eine für die Organisation des Cestodenkörpers typische und ursprüngliche, sondern nur eine durch die äusseren Lebensbedingungen hervorgerufene, extreme biologische Anpassung, dann fällt wohl auch dieses letzte Argument hinweg.

Als eine notwendige Konsequenz folgt hieraus, dass die auch bis in der letzten Zeit, z. B. von Lühe (1910) verwendeten Aus-

drücke monozootische und polyzootische Cestoden aus der Terminologie gestrichen werden müssen. Die Benennung Strobila für den Cestodenkörper, die auch ursprünglich in der polyzootischen Auffassung wurzelt, scheint mir jedoch so fest eingebürgert und hat ausserdem so viel von ihrer ursprünglichen Bedeutung verloren, dass sie ohne Nachteil benutzt werden kann. Über den Ausdruck »Proglottiden» vgl. oben p. 19.

Bevor ich die Besprechung der morphologischen Deutung der Cestodenstrobila abschliesse, muss ich noch eine terminologische Frage kurz behandeln, nämlich was als Dorsal- und was als Ventralseite der Strobila zu bezeichnen ist. Schon bei Eschricht (1841) ist bekanntlich eine Auseinandersetzung dieser Frage betreffs *Dib. latus* zu finden, indem er bei dieser Art die die Geschlechtsöffnungen tragende Fläche als Ventralfläche bezeichnete. Da aber die Mündungen des Cirrus und der Vagina bei den Cestoden ihrer Lage nach grossen Variationen unterworfen sind, indem sie bald randständig, bald flächenständig sein können und in letzterem Falle sowohl an derselben Fläche wie die Uterusmündung, als auch an der gegenüberliegenden zu finden sind, wurde die Lage der Uterinöffnung, wenn vorhanden, für das Feststellen der Ventralfläche in Anspruch genommen.

Nun kann man aber, wie zuerst Leuckart (1863, p. 246) bei *Taenia solium* gezeigt hat, nach der Anordnung der Geschlechtsdrüsen und bei Formen mit marginalen Genitalöffnungen auch nach der gegenseitigen Lage von Vas deferens bzw. Cirrusapparat und Vagina, fast stets von einer männlichen und einer weiblichen Fläche sprechen. Wenn wir von den Cyathocephalinengattungen *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* absehen, die sich in dieser Hinsicht, wie weiter unten näher besprochen werden soll, ganz unregelmässig verhalten, scheint die Lage der Uterinöffnung auch meistens der inneren Anordnung der Geschlechtsorgane zu entsprechen und zwar derart, dass sie sich auf der weiblichen Fläche befindet. Wie Lühe (1902 b) gezeigt hat, macht jedoch die Pseudophyllideengattung *Amphicotyle* hievon eine Ausnahme; an der eben zitierten Stelle spricht sich nun Lühe dafür aus, dass die die Uterinöffnung tragende Fläche auch hier als Ventralfläche zu bezeichnen sei, woraus aber folgt, dass die Lage der Geschlechtsorgane bei dieser Art allen anderen Cestoden gegenüber eine verkehrte sein sollte, eine Auffassung, die wir auch bei Schu-

MACHER (1914) wiederfinden. Später hat aber LÜHE (1910) seinen Standpunkt in dieser Frage geändert, indem er die Lage der Geschlechtsorgane als für die Bestimmung der Dorsal- bzw. Ventralfläche massgebend angesehen hat: »In Ermangelung anderer Unterscheidungsmerkmale bezeichnen wir nun die Fläche, welcher die männlichen Geschlechtsorgane ganz oder teilweise mehr genähert sind, als die dorsale, diejenige dagegen, welcher die weiblichen Geschlechtsorgane ganz oder teilweise mehr genähert sind, als die ventrale» (l. c., p. 3). Im Anschluss hieran hat er auch (l. c., p. 6) die Uterinöffnung bei *Amphicotyle* als dorsal gelegen bezeichnet.

Welche von diesen zwei Auffassungen als die richtigere anzusehen ist, ist sicher schwer zu entscheiden; meines Erachtens haben wir nämlich keine genügend sicheren Anhaltspunkte um festzustellen, was bei den Cestoden der Dorsal- bzw. Ventralseite der übrigen Plathelminthen entspricht. Unter solchen Umständen müssen also diese Benennungen in beiden Fällen als ganz künstlich und willkürlich betrachtet werden. Da andrerseits die Ausdrücke Dorsal- und Ventralseite in deskriptiver Hinsicht gute Dienste leisten können, vorausgesetzt, dass die Terminologie konsequent durchgeführt ist, so muss man sich ein für allemal für die eine oder andere der oben angeführten Auffassungen entscheiden. Meinesteils bin ich der Meinung, dass unter solchen Umständen diejenige Auffassung die zuverlässigere ist, welche die Anordnung der Geschlechtsorgane als massgebend betrachtet, denn mit Rücksicht auf die verschiedenartigen Lagen, welche die Mündungen von Cirrus und Vagina aufweisen können, ist wohl die Lage der Uterinöffnung kaum als so konstant anzusehen, als dass sie in strittigen Fällen der Anordnung aller übrigen Geschlechtsorgane gegenüber für eine in allen Fällen übereinstimmende Orientierung vorzuziehen wäre. Ausserdem ist die Uterinöffnung als Bestimmungsmerkmal gerade dadurch weniger geeignet, dass sie bei der grossen Mehrzahl von Cestoden völlig fehlt. Wenn also im Folgenden von Dorsal- bzw. Ventralfläche der Strobila gesprochen wird, so geschieht dies stets in dem von LÜHE 1910 vorgeschlagenen Sinne ohne jeden Anspruch auf Homologisierung mit entsprechenden Begriffen bei den übrigen Plathelminthen.

Was nun endlich die Bedeutung der verschiedenen, von der Organisation der Strobila zu holenden Merkmale für die Systematik betrifft, so dar sie meiner Meinung nach nicht überschätzt werden.

Wie aus obiger Darstellung wohl genügend klar hervorgeht, erblicke ich nämlich darin, wie in den verschiedenen Scolexformen, von äusseren biologischen Umständen stark beeinflusste und leicht veränderliche Merkmale, die folglich auch an und für sich keine sicheren Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse liefern können. So ist wohl die von Monticelli (1892 a) vorgeschlagene Einteilung der Cestoden in die zwei Unterordnungen Atomiosoma und Tomiosoma nach dem Fehlen oder Vorhandensein der »äusseren Gliederung», wodurch die Cyathocephalinen und *Triaenophorus* allen anderen Cestoden mit mehreren Genitalkomplexen gegenübergestellt werden, kaum eine befriedigende Lösung der Verwandtschaftsprobleme. Andrerseits können zuweilen diese und andere Merkmale der Strobila nebst den übrigen Merkmalen beim Charakterisieren der Arten und Gattungen, ja, sogar der Unterfamilien und Familien gute Beiträge liefern und müssen natürlich als Faktoren der Gesamtorganisation in allen Fällen mit berücksichtigt werden.

Geschlechtsorgane.

Was die innere Anatomie der Strobila betrifft, können wir in diesem Zusammenhange drei Organsysteme, nämlich Muskulatur, Exkretions- und Nervensystem ausser Acht lassen, weil sie für die folgende Systematik von untergeordneter Bedeutung sind; in denjenigen Fällen, wo Angaben über die betreffenden Organsysteme herangezogen werden, ist wohl die Darstellung ohne vorherige Besprechung ihrer Organisation und Terminologie ohne weiteres verständlich. Dagegen dürften die von mir als hauptsächliche Grundlage für die Systematik in Anspruch genommenen Geschlechtsorgane eine ausführlichere Behandlung erfordern.

Männlicher Geschlechtsapparat. Die männlichen Geschlechtsdrüsen oder die Hodenfollikel brauchen hier keine nähere Erörterung; dies ist dagegen mit ihrem Ausführungsweg, dem Vas deferens, besonders dem als Kopulationsorgan dienenden Endabschnitt desselben der Fall. Wie bei den meisten übrigen parasitischen Plathelminthen wird auch bei den Pseudophyllideen in der Regel ein Kopulationsapparat dadurch gebildet, dass der Endabschnitt des Vas deferens von einem stark muskulösen Sack, dem sog. Cirrusbeu-

tel umschlossen wird; der Raum zwischen der Beutelwand und dem den Beutel durchziehenden Gange wird von einer Parenchymmasse ausgefüllt. Der Gang selbst ist gewöhnlich in zwei strukturell verschiedene Partien gesondert, eine distale, die beim Ausstülpen des Kopulationsorganes dessen Aussenwand ausmacht und deren Cuticula dicker, oft zerklüftet oder sogar bewaffnet sein kann, und eine proximale, die den Kanal des ausgestülpten Kopulationsorganes bildet und die direkte Fortsetzung des ausserhalb des Cirrusbeutels gelegenen, eigentlichen Vas deferens herstellt. Nach Lühe (1900 c, p. 59 Anm.) ist der ersterwähnte, distale Abschnitt als Cirrus, der proximale als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen. Der Ductus ejaculatorius kann bisweilen zu einer Vesicula seminalis interna erweitert sein. Die Ausstülpung des Cirrus wird vermittels Kontraktion des Cirrusbeutels derart bewerkstelligt, dass durch diese Kontraktion ein von aussen her wirkender, durch die Parenchymmasse vermittelter Druck auf Cirrus und Ductus ejaculatorius zustande kommt, was ein Hervorstülpen des Cirrus zur Folge hat.

Ein von diesem, fast durchgehend vorkommenden Typus abweichender Cirrusapparat ist von Pintner bei einigen Tetrarhynchiden nachgewiesen worden; die wichtigsten Eigentümlichkeiten sind hier, dass der Cirrusbeutel hohl ist und dass seine Wandung bei einigen Formen sogar jeder Spur von Muskulatur entbehrt, ferner dass der Cirrus in eingestülptem Zustande im hohlen Cirrusbeutel mit freiem Ostium ohne Zusammenhang mit dem Vas deferens endet und endlich, dass in den Cirrusbeutel zwei muskulöse Blasen einmünden: die blind geschlossene, mit sezernierendem Epithel ausgekleidete Cirromotionsblase und die Vesicula seminalis externa, die nach innen in das Vas deferens übergeht (vgl. ferner Pintner 1913, p. 35 ff.). Es ist ferner Pintner gelungen, diesen eigenartigen Cirrusapparat durch mehrere Zwischenformen auf den gewöhnlich vorkommenden Typus zurückzuführen; die Ausbildung des hohlen Cirrusbeutels und des mit freiem Ostium endenden Cirrus kommt dadurch zustande, dass sich der proximale Teil des Ductus ejaculatorius in Form einer weitlumigen Vesicula seminalis erweitert und sich der inneren Cirrusbeutelwand enge anlegt; als eine lokale Abgrenzung dieses Lumens ist die Cirromotionsblase aufzufassen, während die muskulöse Vesicula seminalis eine Spezialisierung des gleich ausserhalb des Cirrusbeutels gelegenen Teiles des Vas deferens zu sein scheint.

Eine in vielen Hinsichten an diese interessanten Verhältnisse

erinnernde Organisation kommt indessen auch dem Cirrusapparat einiger Pseudophyllideen zu, ist in einem Falle sogar schon seit langem beschrieben, wenn auch nicht in dieser Weise gedeutet; ich ziele auf den Cirrusapparat bei *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas). Die erste nähere Mitteilung über den Cirrusapparat bei *Caryophyllaeus* rührt von E. Blanchard (1848) her [ein *Caryophyllaeus* mit ausgestülptem Cirrus ist schon bei Zeder (1803) erwähnt und abgebildet worden]; der Endabschnitt des männlichen Leitungsweges wird hier als eine »capsule spermatique, globuleuse, à parois épaisses, suivie d'un canal déférent extrêmement court, et d'un pénis de form conique, faissant saillie au dehors sur la ligne mediane et inférieure du corps» beschrieben. Mit ähnlichen Worten drückt sich Zschokke (1884) aus: das Vas deferens »s'élargit dans une vésicule séminale à parois épaisses et se termine par un pénis». Bei P. J. v. Beneden (1858, p. 116) finden wir eine etwas ausführlichere Beschreibung. Der »canal déférent aboutit à une poche assez grande située en dessous de lui et dont l'aspect est tout différent, selon son état de vacuité ou de plénitude. Cette poche est la même que celle que l'on observe chez tous les Cestoïdes, et elle contient, comme dans ces derniers Vers, le pénis. C'est donc la poche du pénis. M. Blanchard la designe sous le nom de *capsule spermatique*». »Nous avons vu la cavité de cet organe toute pleine de spermatozoïdes se mouvant et se rendant d'une anse dans l'autre; cette cavité correspond à la vésicule séminale des Trématodes.» Gegen diese Auffassung wendet sich Saint Remy (1890); was von den früheren Verfassern als »poche du cirre et vésicule séminale» bezeichnet wurde, nennt er die »région musculaire du canal déférent». »Le terme de poche du cirre est ici tout à fait impropre, car il n'existe pas de pénis». Er beschreibt dann eingehend die »région musculaire» in einem Kontraktionszustand, der anscheinend im proximalen Teil dem in Textfig. 6 abgebildeten, im distalen dem in Textfig. 3 wiedergegebenen Zustande entspricht. »La structure de cette masse musculaire ne permet pas de supposer qu'il puisse se faire une dévagination en doigt de gant de l'extrémité du canal, et on est bien forcé d'admettre qu'il n'existe aucun organe interne destiné à la copulation.» Hiedurch wird er ferner zur Annahme geführt, dass eine Wechselbefruchtung bei *Caryophyllaeus* nicht vorkommen kann oder wenigstens in der Regel nicht stattfindet. Die Ejaculation der Samenflüssigkeit geschieht nach Saint Remy durch Kontraktion der unmittelbar nach innen von der »papille génitale mâle» gelegenen Erweiter-

ung. Bei Will (1893) finden wir nebst einer guten Abbildung des Cirrusapparates (Taf. II, Fig. 28) folgende Beschreibung desselben: »Mit der Vesicula seminis hebt der dritte Teil des männlichen Geschlechtsapparates, der hervorstülpbare und der Begattung dienende Cirrus an. Von der Vesicula seminis ab nämlich, verläuft das Vas deferens in wenigen Spiralwindungen der männlichen Geschlechtsöffnung zu; kurz vor derselben tritt eine zweite Erweiterung auf, die durch die männliche Geschlechtsöffnung nach aussen mündet. Das Ganze ist von einer muskulösen Hülle umgeben». Gegen Saint Remy hebt er hervor, »dass erstens ein Cirrus wie bei den übrigen Cestoden vorhanden ist, dass zweitens die letzte Erweiterung nicht als Vesicula seminis fungiert, sondern sich mit einem Theil des zwischen ihr und der Samenblase spiralig aufgewundenen Vas deferens als Cirrus hervorstülpt.» Der Ausdruck »ein Cirrus wie bei den übrigen Cestoden» ist wohl so zu verstehen, dass Will im Gegensatz zu Saint Remy dem *Caryophyllaeus* ein ausstülpbares Begattungsorgan zuschreibt; eine direkte Homologisierung mit dem Cirrusapparat anderer Cestoden liegt dagegen wohl nicht in diesem Ausdrucke, was sowohl direkt als indirekt aus der Beschreibung hervorgeht; so wird z. B. nirgends von einem Cirrusbeutel gesprochen. Will's Auffassung liegt der Darstellung in »Bronn» zu Grunde.

Auch Monticelli (1892 b) spricht als seine Ansicht aus, dass das zuerst von Dujardin und später von Saint Remy verneinte Vorhandensein eines ausstülpbaren Cirrus bei *Caryophyllaeus mutabilis* nicht mit den wahren Verhältnissen übereinstimmend sein kann, und zwar aus dem Grunde, dass bei dem von ihm näher untersuchten »*Caryophyllaeus tuba* Wagener» das Vorkommen eines ausstülpbaren Kopulationsorganes unleugbar ist und der Cirrusapparat bei den beiden Arten, von spezifischen Unterschieden abgesehen, denen keine prinzipielle Bedeutung zuzuschreiben wäre, nach ihm identisch gebaut sein sollten. Auf eine eingehendere Beschreibung des Cirrusapparates bei »*C. tuba*» geht indessen Monticelli nicht ein.

Zu einer ganz abweichenden Ansicht kommt G. Schneider (1902 a) betreffs des Cirrusapparates bei seinem *Caryophyllaeus fennicus*, der jedoch in dieser Hinsicht, soweit ich sehen kann, im Prinzip mit demjenigen von *C. laticeps* übereinstimmt. Er schreibt: »Von einer 'tasca del pene', von welcher Monticelli bei *C. tuba* redet, kann jedoch bei *C. fennicus* keine Rede sein. Auch entspricht die Bildung des männlichen Copulationsorganes nicht der Schilderung, die

Will und Braun von dem entsprechenden Gebilde bei *C. mutabilis* geben. Ein eigentlicher Cirrus fehlt bei *C. fennicus*. Eine grosse birnförmige muskulöse Vesicula seminalis, die einen mittleren Durchmesser von ungefähr 0,2 mm hat, bildet die direkte Fortsetzung des Vas deferens. Eine Art von Penis kommt nur dadurch zustande, dass durch ein kompliziertes Spiel der Muskeln in der Wand der Vesicula seminalis ein Theil dieser Wand als eine Ringfalte aus der Genitalöffnung vorgestülpt werden kann.»

Skrjabin (1913) spricht in der Beschreibung über *Caryophyllaeus syrdarjensis* von einer äusserst muskulösen Bursa cirri, in welcher Vesicula seminalis und Cirrus eingeschlossen liegen.

Aus dieser historischen Übersicht ergibt sich also, dass der Cirrusapparat bei *Caryophyllaeus laticeps* und verwandten Arten zu den verschiedenartigsten Deutungen Anlass gegeben hat. Es war mir deshalb sehr willkommen, als ich bei Durchmusterung des mir vorliegenden spärlichen Materiales von *C. laticeps* fand, dass der Cirrusapparat bei jedem Exemplar in einem von den übrigen mehr oder weniger abweichenden Kontraktionszustand fixiert worden war. Hiedurch ist es mir nämlich möglich gewesen, nicht nur über den Bau und zum Teil auch die Funktion dieser eigenartigen Bildung ins Klare zu kommen, sondern auch die gegen einander streitenden Angaben der früheren Autoren mit einander in Einklang zu bringen.

Beim ersten Betrachten der verschiedenen Kontraktionszustände, von welchen einige in Textfig. 1—6 wiedergegeben sind, bekommt man unzweifelhaft den Eindruck, dass der Cirrusapparat bei *Caryophyllaeus* eine ganz alleinstehende, und mit dem gewöhnlich vorkommenden Typus nicht vergleichbare Bildung sei; es ist ferner auffallend, welche durchaus verschiedenartigen Bilder durch die Muskelwirkung hervorgerufen werden können. Es ist dann leicht verständlich, dass auch die Deutung derselben, wenn dem Beobachter nur ein einziger Kontraktionszustand vorliegt, sehr verschieden ausfallen muss; von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich wohl die oben zitierten strittigen Angaben einfach erklären. Die Mehrzahl der hier wiedergegebenen Textfiguren kann ja zu der Ansicht, dass ein ausstülpbares Kopulationsorgan fehle, leicht Veranlassung geben, doch zeigt anderseits ein Präparat wie das in Textfig. 2 abgebildete das fehlerhafte dieser Ansicht aufs deutlichste. So ist auch die Auffassung, dass ein Cirrusbeutel fehle, leicht erklärlich. Bei einem Vergleich

verschiedener Zustände, wie die hier abgebildeten, kann man jedoch meiner Meinung nach auch diesen Cirrusapparat auf den gewöhn-

Caryophyllaeus laticeps (Pallas).

Textfig. 1—6. Cirrusapparat in verschiedenen Kontraktionszuständen. Etwa 40×.

lichen Typus zurückführen. Die auffallendste Erscheinung ist ja die überaus mächtig entwickelte Muskulatur. Denken wir uns nun, dass die scharf begrenzte Muskulatur eines Cirrusbeutels vom »Nor-

maltypus» sich auflockere, das im Beutel befindliche Parenchym durchsetze und sich mit der Muskulatur des Cirrus und Ductus ejaculatorius vereinige, so erhalten wir eine Bildung, die z. B. mit der Textfig. 1, die wohl eine Art von Ruhelage darstellt, vergleichbar ist; Cirrus und Ductus ejaculatorius haben dann ihren Charakter als ein durch den Cirrusbeutel sich erstreckender Gang mit eigener muskulöser Wandung verloren, und statt des geschlängelten Verlaufes ist durch ungleichartige Kontraktion der Radiärfasern eine reiche Faltenbildung eingetreten. Dieser Cirrusapparat stimmt übrigens im Prinzip recht gut mit demjenigen bei *Tetrarhynchus ruficollis* in dem bei Pintner (1913) in Textfig. 13 dargestellten Kontraktionszustande überein; die Auflockerung der Muskulatur ist jedoch bei *Caryophyllaeus* erheblich weiter fortgeschritten, oder besser, es kommt hier nicht zu einer Verdrängung des zwischen Cirrusbeutel und Vesicula seminalis gelegenen Parenchyms, sondern zu einem Durchsetzen desselben von den Fasern der verschiedenen Muskelsysteme. Wir können also auch hier von einem Cirrusbeutel, einem Ductus ejaculatorius mit proximal gelegener Erweiterung oder Vesicula seminalis interna und einem hervorstülpbaren Cirrus reden; eine Stütze für diese Auffassung erblicke ich in den Verhältnissen bei *Monobothrium* und den Cyathocephalinen, worauf ich weiter unten zurückkomme. Wenn man die von dem typischen Cirrusbeutel abweichende Verteilung der Muskulatur auch durch einen besonderen Namen hervorheben will, könnte man nach dem Vorschlage von Pintner (1913, p. 47) den Ausdruck »rückgebildeter Cirrusbeutel» benutzen.

Was die Funktion dieses Cirrusapparates betrifft, kann die Ausstülpung des Cirrus selbstverständlich nicht nach demselben Prinzipe wie bei dem typischen Cirrusapparate vor sich gehen, denn infolge der Verteilung der Beutelmuskulatur innerhalb des gesamten Innenparenchyms, wird bei Kontraktion dieser Muskulatur kein von aussen her auf Cirrus und Ductus ejaculatorius wirkender Druck hervorgerufen. Auf welche Weise die Ausstülpung zustande kommt, belehren uns leider, soweit ich sehen kann, keine der hier abgebildeten funktionellen Zustände; es ist ja auch nicht anders zu erwarten, denn die Konservierungsflüssigkeit bewirkt wohl fast immer, wie schon Pintner bemerkte, einen heftigen Choc, der eine Tendenz zur Einstülpung zur Folge hat, aus welchem Grunde man bei in lebenskräftigem Zustande fixierten Materiale meistens Einstülpungs-, bisweilen auch Ruhestadien erhält. In Textfig. 1 ist vielleicht ein solches

Ruhestadium wiedergegeben; wenigstens kann man sich von diesem ausgehend den Ausstülpungsprozess vorstellen. Die kleine Vesicula seminalis wird wahrscheinlich allmählich mit Sperma gefüllt und erweitert; kontrahiert sich nun die gefüllte Samenblase, so übt deren Inhalt einen Druck auf ihre Wandung aus; der Austritt durch das Vas deferens wird teils durch den schrägen Verlauf des die Muskulatur durchsetzenden Mündungsabschnittes desselben, teils durch die in das Lumen der Blase papillenartig hineinragende Mündung verhindert, und dann bleibt nichts anderes übrig, als dass die Falten des Ductus ejaculatorius und des Cirrus dem Drucke nachgeben müssen, wodurch sie an einander gepresst und durch die männliche Geschlechtsöffnung hervorgeschleudert werden, also im Prinzipe gleich den Ausstülpungsvorgängen bei den Tetrarhynchiden mit hohlem Cirrusbeutel. Die Form des ausgestülpten Cirrus wird wohl ausserdem von der Wirksamkeit seiner Muskulatur bedingt.

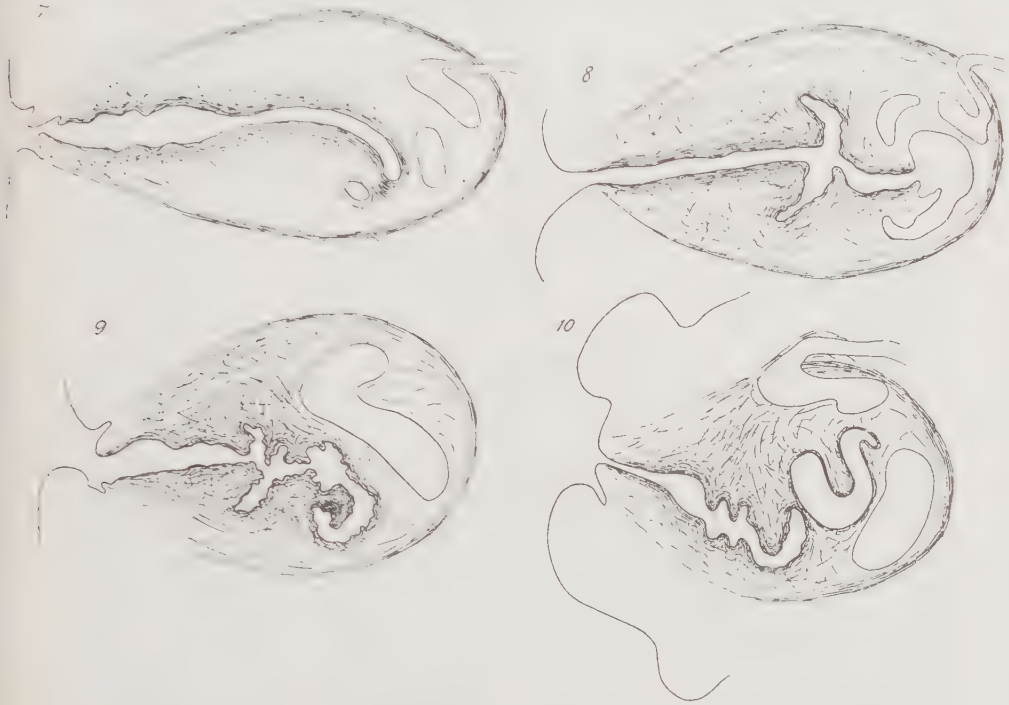
Auf welche Weise die Einstülpung des Cirrus bei den mit hohlem Cirrusbeutel versehenen Formen im Gegensatz zu denjenigen mit einem Cirrus vom »Normaltypus» vor sich geht, beschreibt Pintner mit folgenden Worten: »die Einstülpung kann nicht bei der Spitze, sondern von einer zuerst eingeschluckten basalen Falte des ausgestülpten Cirrus aus ihren Anfang nehmen. Das würde von vornherein bei der einsaugenden Wirkung eines inneren Hohlraumes wahrscheinlicher sein, bei der Muskelwirkung nur indirekt zur Geltung kommt, indem durch Erschlaffung der Muskulatur der innere, vorher aktiv komprimierte Hohlraum sich erweitert» (1913, p. 49). Dass wir es bei *Caryophyllaeus* mit einem zum Teil ähnlichen Vorgange zu tun haben, scheint mir aus den in den Textfiguren 2—6 abgebildeten Stadien hervorzugehen. Das in Textfig. 2 wiedergegebene Exemplar ist offenbar mitten im Ejaculationsprozesse von der Konservierungsflüssigkeit überrascht worden; die Vesicula seminalis hat sich plötzlich und stark erweitert, was aus den durch die Mündungen des Vas deferens und Ductus ejaculatorius hineinspritzenden Spermastrahlen unzweideutig hervorgeht; durch die hieraus entstandene Saugwirkung ist der proximale Teil des Ductus ejaculatorius faltenartig zurückgezogen, während der hervorragende Teil des Kopulationsorganes durch die unmittelbare Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit fast ohne Veränderung fixiert worden ist. Die in den Textfiguren 3—6 abgebildeten Zustände stellen wohl stufenweise den weiteren Verlauf der Rückstülpung dar; die zwei ersteren sind anschein-

end derart entstanden, dass die fixierende Flüssigkeit nicht so stark und unmittelbar eingewirkt hat wie im vorigen Falle (sämtliche abgebildete Tiere sind mit der Sublimat-Schüttelmethode behandelt worden); in den beiden letzten Fällen (Textfig. 5, 6) deutet die vollständige Abwesenheit von Sperma, nicht nur innerhalb des Cirrusbeutels, sondern auch in den hintersten Windungen des Vas deferens darauf hin, dass sich schon vor der Fixierung die Ejaculation vollendet und die Rückstülpung begonnen hat, wodurch letztere eine weit vollständigere geworden ist. Die späteren Stadien belehren uns ferner, dass die Einstülpung nicht nur durch einfache Saugwirkung wie bei den Tetrarhynchiden vor sich geht (der Cirrus würde in diesem Falle zapfenförmig in das Lumen der Vesicula seminalis hineinragen), sondern dass ausserdem, wenigstens in den letzten Phasen, eine lebhafte Muskeltätigkeit mitwirkt; denn nur unter dieser Voraussetzung werden Bilder wie Textfig. 6 verständlich.

Der Cirrusapparat bei *Caryophyllaeus laticeps* bietet also in bezug auf seine eigenartige Ausbildung in mehreren Hinsichten Vergleichspunkte mit den interessanten Verhältnissen bei gewissen Tetrarhynchiden; zu einer so excessiven Spezialisierung wie bei dem »*tetrabothrius*»-Typus ist es jedoch hier nicht gekommen, indem sowohl die Funktion der Ausstülpung des Cirrus als auch die der Ejaculation noch vom Cirrusbeutel selbst beibehalten ist; vielleicht gibt es aber auch unter den Tetrarhynchiden Übergangstypen (*Tetrarhynchus ruficollis* deutet darauf hin), deren Organisation in dieser Hinsicht in hohem Grade mit den Verhältnissen bei *Caryophyllaeus laticeps* übereinstimmt. Dass es sich in diesem Falle nur um eine Konvergenzerscheinung handelt, braucht wohl kaum betont zu werden; dies geht übrigens aus einem Vergleich mit den dem *Caryophyllaeus* verwandten Formen klar hervor.

Bei *Caryophyllaeus syrdarjensis* sind, nach der in dieser Hinsicht äusserst dürftigen Originalbeschreibung Skrjabin's (1913) zu urteilen, im Bau des Cirrusapparates keine wesentlicheren Abweichungen von dem eben geschilderten, bei *C. laticeps* vorkommenden Typus zu vermuten. So stimmen auch, wie schon gesagt, die Verhältnisse bei *Caryophyllaeides fennica* (G. Schneider) im grossen und ganzen mit denjenigen bei *Caryophyllaeus laticeps* überein, nur scheint der Cirrusapparat plumper und parenchymreicher zu sein; leider besitze ich von dieser Art nur ein einziges geschlechtsreifes Exemplar, bei welchem der Cirrusapparat stark rückgestülpt ist.

Der Cirrusapparat bei *Monobothrium wageneri* n. nom. [= *Caryophyllaeus tuba* (Wagener)] weicht dagegen nicht so sehr von dem allgemeinen Typus ab (Textfig. 10). Erstens hat die Muskulatur des Cirrusbeutels proximal ihren Charakter als eine besondere Schicht zum Teil beibehalten, und zweitens weist der Ductus ejaculatorius in seinem Bau keine Besonderheiten auf, indem er als ein verhältnismässig dünnwandiger, stellenweise ziemlich stark erwei-



Textfig. 7. Cirrusapparat von *Diplocotyle olrikii* Krabbe. Etwa 240×. Textfig. 8. Derselbe von *Bothrimonus fallax* Lühe. Etwa 210×. Textfig. 9. Derselbe von *Cyathocephalus truncatus* (Pallas). Etwa 190×. Textfig. 10. Derselbe von *Monobothrium wageneri* n. nom. Etwa 110 .

terter, aber wohlbegrenzter Gang erscheint. Zwischen den Schlingen des Ductus ejaculatorius ist das Parenchym von sich kreuzenden Muskelfasern durchsetzt, aber bei weitem nicht so reich wie um den Cirrusteil herum. Im distalen Teil des Cirrusbeutels treffen wir nämlich eine Struktur, die sehr an die Verhältnisse bei *Caryophyllaeus laticeps* erinnert: die Begrenzung der Beutelwand ist hier keine distinkte, auch die Muskulatur des Cirrus ist gegen das von zahlreichen,

auch radiär verlaufenden Fasern durchsetzte Parenchym wenig scharf abgegrenzt. Die Wandung des Cirrus scheint dicker und schärfer markiert zu sein als bei *C. laticeps*, weist jedoch zum Teil die bei dieser Art so scharf ausgeprägte Faltenbildung auf. Der Cirrusapparat bei *Monobothrium wageneri* ist also nicht, wie Monticelli (1892 b) behauptet, identisch mit demjenigen bei *Caryophyllaeus laticeps*, sondern stellt vielmehr eine interessante Übergangsform zwischen diesem und dem allgemein vorkommenden dar.

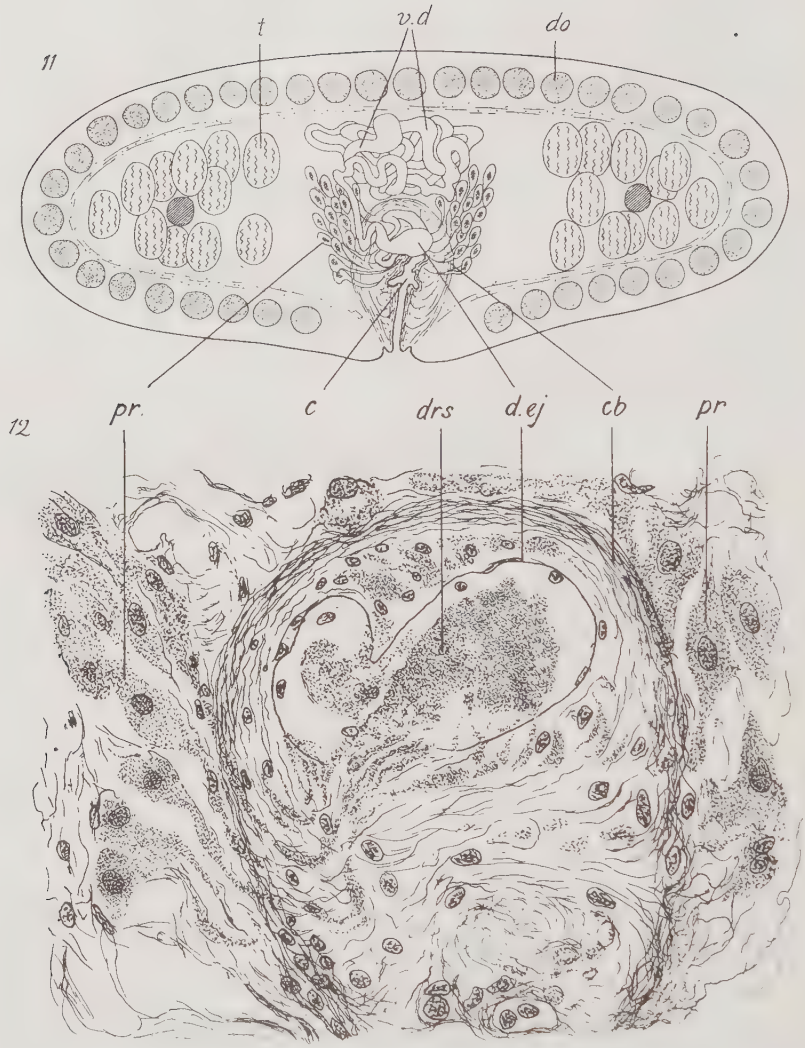
Wie sich die von Linton (1893) beschriebene Art *Monobothrium terebrans* in dieser Hinsicht verhält, geht aus der Originalbeschreibung nicht sicher hervor; die Beschreibung lautet: »The wall of the cirrus-bulb is thick and well supplied with circular muscular fibers, and within there are numerous retractile muscular fibers», und aus seiner Fig. 16 ist zu ersehen, dass der Cirrus in eingestülptem Zustande stark gefaltet ist. Dieser Cirrusapparat scheint also im grossen und ganzen mit dem eben beschriebenen Übergangstypus übereinzustimmen.

Die Entstehung des rückgebildeten Cirrusapparates bei den Caryophyllaeinen kann indessen unter den, wie ich unten näher zeigen werde, nächstverwandten Cyathocephalinen noch weiter bis zu »normalen» oder nur sehr wenig umgeänderten Verhältnissen zurückverfolgt werden. Bei *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) treffen wir nämlich einen Cirrusapparat von fast gleichem Bau wie bei *Monobothrium*; die Faltung des eingestülpten Cirrus kann hier sogar, wenigstens nach einigen mir vorliegenden Präparaten zu urteilen (Textfig. 9) noch stärker sein*). Bei *Bothrimonus fallax* Lühe sind Cirrusbeutel und Cirrus den entsprechenden Bildungen bei *Cyathocephalus* ähnlich, nur ist die Muskulatur, besonders im Beutelparenchym, viel schwächer entwickelt, so dass man hier nahezu von einem typischen Cirrusbeutel sprechen kann (Textfig. 8). Dies ist in noch höherem Grade bei den *Diplocotyle*-Arten der Fall; wenn nicht die jetzt durchgangenen Tatsachen zum Vergleich herangezogen

*) Die Darstellung bei Kraemer (1892) ist in diesem Punkte wie in vielen anderen (vgl. unten p. 113) nicht ganz zutreffend; die Muskulatur ist wohl zum Teil richtig beschrieben, dagegen ist die Abbildung des Cirrusapparates (Fig. 6) allzu stark schematisiert und gibt, ebenso wie die Beschreibung desselben, eine durchaus unrichtige Auffassung der tatsächlichen Verhältnisse. Von einer muskulösen Vesicula seminalis externa ist weiter nichts zu bemerken; anderseits scheint er die sehr auffallenden, um den Cirrusbeutel herum gelegenen grossen Zellen, auf welche ich gleich unten zurückkomme, ganz übersehen zu haben.

werden, wäre wohl nichts auffallendes im Bau des Cirrusapparates bei *Diplocotyle* zu erblicken (Textfig. 7); die Anordnung der Muskulatur um den distalen Teil des eingestülpten Cirrus zeigt jedoch sicherlich die ersten Stufen der für die Cyathocephaliden, besonders die Caryophyllaeinen, charakteristischen »Rückbildung» des Cirrusapparates.

Es besteht jedoch betreffs des Cirrusapparates ein wichtiger Unterschied zwischen den Caryophyllaeinen einerseits und den Cyathocephalinen anderseits. Bei den letzteren ist nämlich der proximale Teil des Cirrusbeutels und der distale Teil des Vas deferens von den oben kurz erwähnten, sehr grossen Zellen umlagert, die bis jetzt fast allgemein unbeachtet blieben; so viel ich sehen kann, wurden sie nur von G. Schneider (1902 b) bei *Diplocotyle nylandica*, von v. Linstow (1904) bei seinem *Bothrimonus pachycephalus* (= *B. fallax* Lühe) und von Cooper (1917) bei seinem *Cyathocephalus americanus* [vielleicht identisch mit *C. truncatus* (Pallas), vgl. unten p. 112] wahrgenommen. Nach Schneider ist der Cirrusapparat »mit einer Menge grosser, birnförmiger Zellen besetzt, die sich in Haematoxylin und Carmin stark färben und wie einzellige Drüsen aussehen»; v. Linstow erwähnt, der Cirrusbeutel sei »von radiär gestellten, kolbenförmigen Drüsen umgeben», und von Cooper werden diese folgendermassen beschrieben: »the cirrussac — — — — — is surrounded dorsally and laterally by a large mass of peculiar glandular pigmented cells (Fig. 9) the function of which has not yet been determined.» Diese Zellen, deren Lagerung und Form aus den Textfig. 11 u. 12 hervorgeht, sind meistens keulen- oder flaschenförmig, plasmareich, mit einem grossen Kern sowie einem langen Ausläufer versehen, welch letzterer den Cirrusbeutel bis an die Wand des Ductus ejaculatorius durchsetzt. Geht man nun Schnittserien verschiedener Exemplare durch, so findet man, dass bald einige, bald alle diese Zellen ihren plasmatischen Inhalt in ein aus kleinen, stark lichtbrechenden gelben Körnern oder Tropfen bestehendes Sekret umgewandelt haben; gleichzeitig ist der Ductus ejaculatorius von einer rötlichen Masse mehr oder weniger ausgefüllt, die sich bei genauerer Betrachtung als aus ebensolchen, dicht angehäuften Körnern bestehend erweist. Infolge ihrer starken Lichtbrechung sind sie in den Präparaten gut sichtbar, weshalb man ohne grössere Schwierigkeit die Ausführungsgänge der einzelnen



Cyathocephalus truncatus (PALLAS).

Textfig. 11. Männlicher Geschlechtsapparat im optischen Querschnitt. Etwa 70×.

Textfig. 12. Schnitt durch den Cirrusbeutel, das Ausfliessen des Sekretes der Prostatadrüsen in den Ductus ejaculatorius darstellend. Etwa 400×.

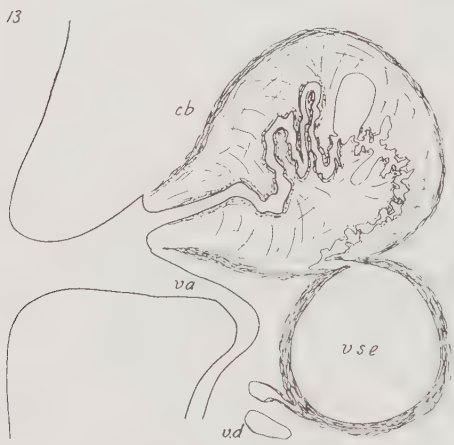
Zellen durch die Cirrusbeutelmuskulatur verfolgen und das Hinauspressen des Sekretes ins Lumen des Ductus ejaculatorius wahrnehmen kann (Textfig. 12). Wir haben es also hier unzweifelhaft mit einzelligen, dem Cirrusapparat angehörenden Drüsen oder männlichen accessorischen Drüsen zu tun. Es sind bekanntlich hie und da unter den Cestoden Zellenbildungen beschrieben worden, die als männliche accessorische Drüsen oder »Prostatadrüsen» bezeichnet wurden: die meisten derselben haben indessen einer eingehenderen Kritik nicht standgehalten, weil das erste Kriterium einer derartigen Zelle, das Einmünden in das Vas deferens bzw. den Ductus ejaculatorius, nicht aufgezeigt wurde (vgl. »Bronn», p. 1407, Schumacher 1914, p. 160). Dass wir aber bei den Cyathocephalinen in den männlichen Ausführungsweg hineinmündende Drüsenzellen vor uns haben, geht wohl aus dem oben gesagten unzweideutig hervor. Da sie ausserdem ihrer Lage nach mit den sog. »Prostatadrüsen» der digenen Trematoden übereinstimmen (diese können ja auch ausserhalb des Cirrusbeutels liegen), so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die in Rede stehenden Bildungen auch morphologisch gleichwertig sind und folglich mit demselben Namen belegt werden können.

Über die funktionelle Bedeutung des Drüsensekretes kann ich nur die Vermutung aussprechen, dass es beim Herausstülpen des Cirrus von Bedeutung sein könnte. Der Ausstülpungsprozess bei den eben beschriebenen Übergangstypen geschieht sicherlich zum Teil durch Kontraktion der Beutelwand mit darauf folgendem, durch das Parenchym vermitteltem Druck auf die äussere Wand des Ductus ejaculatorius. Der Cirrusteil kann jedoch sicherlich wegen des Muskelreichtums des ihn umgebenden Parenchyms nicht auf diese Weise ausgestülpt werden, sondern wird wohl durch den Druck des im Ductus ejaculatorius befindlichen Inhaltes wie bei *Caryophyllaeus laticeps* und den Tetrarhynchiden hervorgeschleudert. Es scheint mir denn möglich, dass der für die Ausstülpung nötige Inhalt des Ductus ejaculatorius gerade von diesen Drüsenzellen geliefert wird, um einer Verschwendung der Spermaflüssigkeit vorzubeugen. Funktionell wären also diese Drüsen mit den angeblichen Drüsenzellen, die das Lumen der Cirromotionsblase bei dem »*tetrabothrius*»-Typus auskleiden, vergleichbar. Es ist dann aber bemerkenswert, dass diese Drüsen bei den Caryophyllaeinen, wenigstens bei den von mir untersuchten Formen, gänzlich fehlen. Möglicherweise ist dies damit in Zusammenhang zu bringen,

dass die gesamte erzeugte Spermamasse bei diesen Formen im Verhältnis zu derjenigen, die jedem der zahlreichen Cirrusapparate bei den Cyathocephalinen zugeteilt wird, eine so reichliche ist, dass ihre Verwendung beim Ausstülpungsprozesse ohne Bedeutung wäre.

Im übrigen kann ich auf die Funktion des Cirrusapparates des eben beschriebenen Übergangstypus nicht näher eingehen, weil mir für die Beurteilung dieser Frage geeignete Präparate fehlen.

Ich habe indessen konstatieren können, dass eine der jetzt erörterten ähnelnde Abweichung im Bau des Cirrusapparates auch anderen Pseudophyllideen zukommt, nämlich denjenigen, die zu der Familie Dibothriocephalidae gehören. Von *Dibothriocephalus latus* ist es schon längst bekannt [vgl. Sommer und Landois (1872)], dass neben der hier besonders lockeren Muskulatur des Cirrusbeutels auch zahlreiche, das Beutelparenchym durchsetzende Muskelfasern, vor allem Radiärmuskeln, vorhanden sind. Auch bei anderen hiehergehörigen Formen ist dieselbe Erscheinung beobachtet und sogar abgebildet worden [vgl. z. B. Fig. 1 bei Lühe (1897), wo die Muskulatur des Cirrusapparates bei *Schistocephalus* dargestellt ist]. Zu dieser Erscheinung kommt aber ferner, dass sowohl Cirrus wie Ductus ejaculatorius oft dieselbe charakteristische Faltenbildung aufweisen, wie wir oben bei den Caryophyllaeinen fanden. Es scheint mir deshalb sehr wahrscheinlich, dass wir im Cirrusapparate der Dibothriocephaliden eine Parallele zu den Verhältnissen bei den Cyathocephaliden und gewissen Tetrarhynchiden haben. Diese Vermutung wird wohl ausserdem dadurch gestärkt, dass wir bei den Dibothriocephaliden in dem sog. »Eschricht'schen Körper« eine Bildung vor uns haben, die mit der muskulösen Vesicula seminalis externa beim »*tetrabothrius*«-Typus direkt vergleichbar zu sein scheint. Schon Pintner (1913, p. 47) hat auf die Möglichkeit dieser Homologisierung mit Rücksicht



Dibothriocephalus latus (L.).
Textfig. 13. Cirrusapparat. Etwa 100×.

auf die von Lönnberg (1892 a) bei seinem *Diplogonoporus balaenopterae* beschriebenen Verhältnisse aufmerksam gemacht.

Auf eine nähere Erörterung des Cirrusapparates bei den Dibothriocephaliden muss ich jedoch in diesem Zusammenhange verzichten und beschränke mich darauf, auf die beigegebene Textfig. 13 sowie auf die eben besprochene bei Lühe (1897) zu verweisen. Es scheint mir indessen zu genügen um zu zeigen, dass wir bei verschiedenen Typen von Cestoden eine Ausbildung des Cirrusapparates treffen, die in prinzipiell der gleichen Weise von dem allgemein vorkommenden Typus abweicht, jedoch in ihren Einzelheiten ganz spezifische Züge aufweist, die vermuten lassen, dass es sich nur um Konvergenzerscheinungen handelt, die folglich zugunsten einer näheren Verwandtschaft nicht ins Feld geführt werden können.

Wie oben gesagt, erblicke ich im sog. »Eschricht'schen Körper» der Dibothriocephaliden eine Bildung, die mit der muskulösen Vesicula seminalis externa gewisser Tetrarhynchiden direkt vergleichbar ist. Es stellt sich dann die Frage auf, ob es erwünscht wäre, diese Bildung bei den Dibothriocephaliden mit einem besonderen Namen zu belegen. Für ein solches Verfahren spricht sich Lühe (1900 b, p. 211 f.) nach einer eingehenderen Motivierung aus, obwohl er zugibt, dass es nur die muskulöse Struktur ist, die diese Bildung von dem unterscheidet, was wir sonst als Vesicula seminalis externa zu bezeichnen pflegen. Meinesteils kann ich diese Auffassung Lühe's nicht teilen, um so weniger, als ähnliche Bildungen, wie gesagt, auch in anderen Cestodengruppen vorkommen und wohl auch Übergangstypen zu den muskelarmen Samenblasen zu finden sind. Wenn man nun die fragliche Bildung bei den Dibothriocephaliden mit einem besonderen Namen bezeichnet, könnte man unschwer den Eindruck bekommen, dass es sich bei diesen Formen um eine ganz spezifische Bildung handelt, die mit der äusseren Samenblase anderer Cestoden nichts zu tun hat. Solange dies nicht festgestellt oder wahrscheinlich ist, können wir meines Erachtens nach auch hier gut von einer muskulösen Vesicula seminalis externa reden.

Wie schon Lühe (1900 c) gezeigt hat, ist das Vas deferens bei den Pseudophyllideen mit marginalen Genitalöffnungen oft in zwei strukturell verschiedene Partien gesondert, eine proximale, stark ge-

wundene, dünnwandige, auf Grund angehäuften Spermas oft mehr oder weniger aufgetriebene und eine distale, schwächer gewundene, verhältnissmässig dickwandige, von grossen, stark färbbaren Zellen umlagerte. Ein derartiges Aussehen des Vas deferens, bei verschiedenen Arten allerdings ungleich stark ausgeprägt, habe ich bei allen von mir untersuchten Vertretern der Familien Ptychobothriidae, Triaenophoridae und Amphicotylidae beobachtet. Ob die um den distalen Abschnitt herum gelagerten Zellenelemente mit Braun, Lühe, Schumacher u. a. als Bildungszellen der Deferenswand oder mit Ariola (1902) u. a. (vgl. oben) als männliche accessorische Drüsenzellen oder Prostatazellen anzusehen sind, ist eine Frage, die ich noch nicht mit Bestimmtheit beantworten kann; da ich aber weder Ausführungsgänge für diese Zellen noch ein Umwandeln des Zellinhaltes in ein Drüsensekret wie bei den Cyathocephalinen habe konstatieren können, halte ich die zuerst erwähnte Ansicht für die richtigere. Betreffs der Terminologie spreche ich demgemäss im folgenden einfach vom distalen bzw. proximalen Teil des Vas deferens.

Weiblicher Geschlechtsapparat. Wenn die Bezeichnungen für die einzelnen Abschnitte der männlichen Geschlechtsorgane im grossen und ganzen als klar und eindeutig angesehen werden können, ist dies betreffs der Terminologie des weiblichen Geschlechtsapparates dagegen gar nicht der Fall. Auch wenn wir von einigen älteren Ausdrücken absehen, die in der neueren Literatur keine Verwendung mehr finden, herrscht noch eine Unklarheit, die in gewissen Fällen sogar zu üblen Missverständnissen führen kann. Ich halte es deshalb für dringend nötig, eine konsequent durchgeführte Terminologie möglichst bald zu schaffen. In den folgenden Zeilen möchte ich einen Vorschlag in dieser Richtung darlegen.

Was erstens die Geschlechtsdrüse betrifft, ist sie ja wie bei vielen Turbellarien und bei den Trematoden in Germarium oder Keimstock und Vitellarien oder Dotterstöcke geteilt. Die Benennung Ovarium für das Germarium ist aber in der Literatur sogar häufiger zu finden als Germarium bzw. Keimstock; obwohl diese Benennung ungenau ist, enthält sie ja keine grössere Veranlassung zu Missverständnissen, bei einem Versuche aber, eine konsequente Terminologie zu schaffen, halte ich es für angemessen, sich auf den beim Ver-

gleich mit anderen Plathelminthengruppen morphologisch richtigeren Ausdruck Germarium zu einigen. Hiedurch gewinnt man auch den Vorteil, den Ausführungsgang Germiduct oder Keimgang nennen zu können und somit die bei verschiedenen Autoren in verschiedenem Sinne gebrauchte Bezeichnung Oviduct vermieden zu haben (vgl. Lühe 1900 c, p. 80).

Bei einigen Pseudophyllideen, wie *Cyathocephalus truncatus* (Pallas), *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas), *Caryophyllaeides fennica* (G. Schneider) und anderen, sind paarige »Ovarien» und »Oviducte» beschrieben worden; es handelt sich aber in allen diesen Fällen nur um eine unrichtige Deutung des Germariums. Dies ist nämlich bei den genannten Formen ausgesprochen zweiflügelig mit einer verhältnismässig langen und scharf abgesetzten Querbrücke, die zuerst ihren Inhalt an Keimzellen entleert. Nachher dient sie folglich als Durchgang für die aus den peripheren Teilen des Germariums stammenden Zellen und ist ausserdem im Vergleich mit den kompakteren und somit stärker sich färbenden Flügeln wenig sichtbar, aus welchem Grunde die letzteren zwei selbständige Bildungen vortäuschen. Der entscheidende Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, dass auch bei den in Rede stehenden Formen, ganz wie bei allen übrigen Cestoden, nur ein einziges Germarium in jedem Genitalkomplex vorhanden ist, erblicke ich aber in dem Umstande, dass ein unpaarer, mit einem typischen Schluckapparat beginnender Germiduct von dieser Querbrücke entspringt.

Bei den meisten Vertretern der Familien Cyathocephalidae und Dibothriocephalidae erweitert sich die Vagina proximal zu einem gut begrenzten Receptaculum seminis; die Kommunikation zwischen Receptaculum und Germiduct wird hier von einem meistens sehr scharf abgesetzten, engen Abschnitt der Vagina vermittelt, für welchen ich die in der letzten Zeit hie und da verwendete Bezeichnung Ductus seminalis beibehalte, obwohl dadurch seine Natur als nur innerer, modifizierter Teil der Vagina nicht zum Ausdruck kommt. Gegen Benennungen wie etwa »Vagina interna» oder »Ductus vaginalis» spricht die Tatsache, dass diese Benennungen in einer anderen Bedeutung in der Polycladen- bzw. Trematodenliteratur benutzt werden, während sie meines Wissens in der Cestodenterminologie niemals Verwendung gefunden haben.

Nach der Vereinigung der Vagina bzw. des Ductus seminalis mit dem Germiduct folgt ein Abschnitt der weiblichen Genitalleitungswege, der nunmehr allgemein Befruchtungsgang genannt wird. In diesen münden die Ausführungsgänge der Vitellarien oder Dotterstöcke, nachdem sie sich zu einem unpaaren Vitelloduct oder Dottergang vereinigt haben, der oft zu einem Dotterreservoir erweitert sein kann. Darauf folgt ein kurzer, oft erweiterter und in seiner histologischen Struktur von den umgebenden Teilen der Leitungswege abweichender Abschnitt, der dem Ootyp bei den Trematoden völlig entspricht und folglich auch bei den Cestoden denselben Namen tragen muss.

Der Ootyp ist bekanntlich von einer Anzahl langgestreckter, keulenförmiger Drüsenzellen umlagert, die zusammen die von den älteren Autoren sog. »Schalendrüse» bilden. Nach den Untersuchungen von Henneguy (1906) und Goldschmidt (1909) über Trematoden, von v. Hofsten (1912) und Toedtmann (1914) über rhabdocöle Turbellarien, wird aber das Material für die Schalenbildung nicht, wie vorher angenommen, von diesen Drüsen, sondern von den Dotterzellen geliefert. Nach Burr (1912) und Toedtmann (1913) sind auch bei den Tricladen die Schalentröpfchen der Dotterzellen bei der Bildung der Eikapselschale tätig; und dass es sich bei der Schalenbildung der mit derbschaligen Eiern versehenen Pseudophyllideen ebenso verhält, habe ich an dafür sehr geeigneten Präparaten feststellen können.

Es stellt sich also die Frage auf, welche Funktion diesen Drüsenzellen zukommt. Nach Goldschmidt und mit ihm Odhner (1910) liefern sie bei den Trematoden eine wässerige Flüssigkeit, »die den Uterus erfüllt und in der die Eier natürlich suspendiert sind», während v. Hofsten eine derartige Funktion wenigstens für die Turbellarien als ausgeschlossen betrachtet. Auf Grund der Lage der Drüsen gleich hinter der Stelle, wo sich die Eizelle und die Dotterzellen vereinigen, nimmt er an, »dass die 'Schalendrüsen' doch in irgend einer Weise bei der Schalenbildung oder jedenfalls bei der Bildung des zusammengesetzten Eies tätig sind», und weist ausserdem auf die Möglichkeit hin, dass das »Schalendrüsensekret» vielleicht eine auslösende Wirkung auf die in den Dotterzellen befindlichen Schalentropfen besitzen kann. Viel bestimmter äussert sich dagegen Burr über die Funktion der »Schalendrüsen» bei den Tricla-

den; seine Ergebnisse wurden von ihm folgendermassen formuliert: »Die erythrophilen Schalendrüsen sind es also, die das Secret für die Grundsubstanz der Schale liefern» und ferner: »Die Eikapselschale der Tricladen wird also gebildet aus den Schalenkügelchen, die den Dotterzellen entstammen und einer flüssigen Grundsubstanz, die zur Verarbeitung der Schalenkügelchen dient und von den erythrophilen Schalendrüsen ausgeschieden wird.»

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bin ich zu der Ansicht gekommen, dass diese Vermutungen v. Hofsten's wie auch die Resultate Burr's das Richtige getroffen haben. Das mir gegenwärtig zur Verfügung stehende Material, das ohne Rücksicht auf die Lösung dieser Fragen eingesammelt wurde, gestattet freilich keine definitive Beantwortung derselben, da es mir nicht gelungen ist, von hinreichend gut konserviertem Material Präparate zu erhalten, welche die Prozesse der Eibildung zeigen könnten; es ist ja auch a priori unwahrscheinlich, dass eine Behandlung wie die Sublimat-Schüttelmethode ohne störende Einwirkung auf die Eibildungsvorgänge wäre.

Das »Schalendrüsensekret» habe ich aber besonders schön in Präparaten von *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas), *Caryophyllaeides fennica* (G. Schneider) und *Dibothriocephalus latus* (L.) beobachtet. Es färbt sich in Hämatoxylin-Eosin-Präparaten mit Eosin lebhaft rot und macht auf mich eher den Eindruck eines zähflüssigen Klebsekretes als einer »wässerigen Flüssigkeit», da ich darin sowohl Keim- und Dotterzellen, als auch Spermatozoen eingebettet gefunden habe. Solche strangförmige Sekretanhäufungen, die zuweilen mit dem aus den Drüsenausführungsgängen hinausfliessenden Sekret noch direkt zusammenhängen, oft aber frei im allerersten Anfangsteil des Uterus anzutreffen sind, rühren anscheinend von im Ootyp unter Bildung sich befindenden Eiern her, die aber durch den Choc bei der Konservierung gewaltsam hinausgepresst und gänzlich deformiert worden sind. In ein paar Fällen habe ich nämlich bei *Dib. latus* beobachtet, dass neugebildete, noch schalenlose Eier von einer dünnen Lage des rotgefärbten Drüsensekretes allseitig umhüllt waren. Gleichzeitig war ein beginnendes Zusammenfliessen der aus den Dotterzellen heraustretenden Schalentröpfchen zwischen dem Sekret und den Zellen wahrzunehmen, wenn auch die näheren Beziehungen zwischen dem Drüsensekret und den Schalentröpfchen nicht konstatiert werden konnten. Es scheinen mir aber diese Be-

obachtungen für die Annahme zu sprechen, dass die Eibildung hier etwa folgendermassen vor sich geht. Im erweiterten Ootyp werden die Keimzellen mit der je nach der betreffenden Art bestimmten Anzahl von Dotterzellen zusammengeballt und zum zusammengesetzten Ei geformt, das aber gleichzeitig von dem klebrigen Sekret der in den Ootyp hineinmündenden Drüsenzellen umhüllt wird*). Durch die Klebwirkung des Sekretes werden dann die verschiedenen Elemente des noch schalenlosen Eies zusammengehalten, wenn dieses in den Uterus hinausbefördert wird. Wahrscheinlich dient es ausserdem als Unterlage für die aus den Dotterzellen heraustretenden Schalentröpfchen, ist vielleicht, im Anschluss an die von Burr bei den Tricladen gefundenen Verhältnisse, sogar als Grundsubstanz für die Schale zu betrachten, bewirkt möglicherweise auch das Auslösen der Schalentröpfchen. Ist diese Deutung richtig, so erhalten wir aber hiedurch auch eine befriedigende Erklärung zweier für die Ei- bzw. Schalenbildung wichtiger Tatsachen, die durch die früheren Anschauungen über die Schalenbildung schwer zu verstehen sind, erstens wie die einzelnen Elemente des noch schalenlosen, in den Uterus hinausbeförderten Eies zusammenhalten können, und zweitens auf welche Weise die Schalentropfen zu der in Form und Grösse für die meisten Arten so überaus konstanten Eischale zusammenfliessen können.

Es scheint somit, als ob das »Schalendrüsensekret» sowohl bei der Bildung des zusammengesetzten Eies, als auch bei der Bildung der Eischale funktioniere, ohne jedoch das hauptsächlichste Material für die Schale zu liefern. Es gilt dies natürlich in erster Linie für die mit dickschaligen Eiern versehenen Cestoden, wie auch für die meisten Trematoden. Wie sich dagegen die mit dünnschaligen Eiern versehenen Cestoden in diesen Hinsichten verhalten, habe ich leider nicht feststellen können, da meine Präparate für die Lösung dieser Fragen noch weniger geeignet sind; wahrscheinlich bieten aber die Eibildungsvorgänge bei diesen Formen keine prinzipiellen Abweichungen von den oben geschilderten Verhältnissen. Anders gestaltet es sich vielleicht mit der Schalenbildung. Bei *Abothrium gadi* ist die Eischale, wie ich weiter unten erwähnen werde, sehr dünn, die Dotterzellen enthalten jedoch auch hier Schalentröpfchen, wenn auch

*) Schon Schubmann (1905) hat bei *Distomum hepaticum* (L.) festgestellt, dass Ei- und Dotterzellen von dem Schalendrüsensekret umhüllt werden, was auch ich an demselben Objekt konstatiert habe.

in geringerem Masse als bei den vorher besprochenen Formen: bei den Tetrabothriiden aber, die bekanntlich einen unpaaren Dotterstock besitzen, habe ich in keinem Falle das Vorkommen von Schalensubstanz in den Dotterzellen konstatieren können, wenigstens nicht in Form von gelben, lichtbrechenden Tröpfchen wie bei den oben erwähnten Formen. Kommt eine Schalensubstanz hier in einer anderen Form in den Dotterzellen vor? Oder wird die Schale hier doch am Ende vielleicht aus dem Sekret der »Schalendrüsen» allein gebildet? Und wie verhalten sich in dieser Hinsicht die ebenfalls mit einem unpaaren, kleinen Dotterstock versehenen Cyclophyllideen? Eine Beantwortung dieser Fragen zu geben bin ich, wie gesagt, mit dem mir gegenwärtig zur Verfügung stehenden Materiale nicht imstande, hoffe jedoch später auf dieses Thema zurückkommen zu können. Das eben Erwähnte über Ei- und Schalenbildung ist hauptsächlichst als Motivierung für die terminologische Besprechung der in Rede stehenden Drüsen zu verstehen.

Nach Hennequy stimmen die meisten Autoren darin überein dass der Name »Schalendrüsen» nicht beibehalten werden könne,, und für die fraglichen Drüsenzellen hat von Seite der Trematodenforscher die Benennung »Mehlis'sche Drüse» Verwendung gefunden. Mit v. Hofsten bin ich völlig einverstanden, dass diese Bezeichnung als ein Spezialausdruck der Trematodenterminologie für die übrigen Plathelminthengruppen weniger passend ist. Die von v. Hofsten vorgeschlagene Benennung »weibliche accessorische Geschlechtsdrüsen» scheint mir aber etwas zu »indifferent» (es gibt auch andere accessorische Drüsen der weiblichen Leitungswege, vgl. unten) und unnötig schwerfällig und ist wohl ausserdem vom Autor selbst nur als Provisorium gemeint. Beim Schaffen eines passenden Namens für diese Drüsen könnte man entweder an ihre Lage oder an ihre Funktion denken. Falls es sich nur um Trematoden und Cestoden handelte, wären sie ja auf Grund ihrer Lage sehr passend »Ootypdrüsen» zu nennen; da aber ein als Ootyp bezeichneter Abschnitt bei den Turbellarien fehlt und die Drüsen ausserdem hier an verschiedenen Stellen der weiblichen Genitalleitungswege gelegen sein können, kommt man auf diesem Wege um keinen Schritt weiter. Es bleibt dann wohl nichts anderes übrig als sie nach ihrer Funktion zu benennen; da diese aber noch nicht einwandfrei festgestellt ist, müssen wir uns zur Zeit mit einem Provisorium begnügen. Weil ich es nun, wie oben gesagt, für recht wahrscheinlich halte, dass dem

Sekret dieser Drüsen eine nicht unwesentliche Rolle bei der Schalenbildung zuzuschreiben sei, finde ich die Bezeichnung »Schalendrüse« bis auf weiteres ebenso gut verwendbar wie den von v. Hofsten vorgeschlagenen Namen; sie besitzt ausserdem die Vorteile, handlicher und schon eingebürgert zu sein, und scheint auch keine Missverständnisse hervorrufen zu können. Erst nach einer, alle Plathelminthengruppen umfassenden, vergleichenden Untersuchung sowohl in bezug auf Lage, als auch Funktion dieser Drüsen, scheint diese terminologische Frage ihre definitive Lösung erhalten zu können.

Ausser den jetzt erörterten kommen aber, wie schon erwähnt, auch andere »weibliche accessorische Drüsen« unter den Pseudophyllideen vor; ich ziele auf die den mittleren Abschnitt des Uterus in grösserer oder kleinerer Ausdehnung umlagernden Drüsenzellen, die bei manchen Formen verhältnismässig klein sind, bei den Cyathocephaliden aber eine auffallende Grösse und Mächtigkeit besitzen. Ihrer Form nach sind sie für gewöhnlich birn- oder kolbenförmig, mit grossem Kern versehen und werden von Hämatoxylin recht stark bläulich gefärbt. Dass es sich hier um Drüsenzellen handelt, ist unzweifelhaft; besonders bei den Caryophyllaeinen, wo sie ihre stärkste Entwicklung erreichen, sind ihre Mündungen an gelungenen Präparaten unschwer nachzuweisen.

Wie gesagt sind diese Drüsenzellen bei den Caryophyllaeinen besonders stark entwickelt und seit langem her bekannt, kommen aber auch allen Cyathocephalinen zu. Sie sind ferner, wenn auch bedeutend schwächer entwickelt, bei den Dibothriocephaliden und Ptychobothriiden zu finden, scheinen dagegen bei den mit marginalen Genitalöffnungen versehenen Pseudophyllideen gänzlich zu fehlen. Aus anderen Cestodenordnungen, mit Ausnahme der Cestodaria, sind sie meines Wissens nicht bekannt. Schon Monticelli (1892 b) hat aber darauf hingewiesen, dass ähnliche Drüsen auch bei vielen Trematoden zu finden seien, und im Zusammenhang mit der Erwähnung ihres Vorkommens bei *Bothrimonus fallax* bemerkt Lühe (1902 b), dass sie mit den um den mittleren Abschnitt des Uterus gelegenen Drüsen bei *Syncoelium ragazzii* übereinstimmen; wahrscheinlich sind auch die von Odhner (1910) als »accessorische Mehlis'sche Drüse« bezeichneten Zellen bei *Stichocotyle nephropis* hieher zu rechnen. Es scheint somit, als ob diese Drüsenzellen unter den digenen Trematoden oft vorhanden seien; über ihr ev. Vorkommen unter den Monogenea ist

mir aber nichts bekannt. Legen wir ferner hinzu, dass ähnliche Drüsen nach Salensky (1874) bei *Amphilina foliacea* und nach Monticelli bei den *Gyrocotyle*-Arten vorkommen, sind wir wohl dazu berechtigt, in dem Vorkommen dieser Drüsenzellen ein Merkmal hohen phylogenetischen Alters zu erblicken, das auf gemeinsame Abstammung dieser parasitischen Plathelminthengruppen deutet.

Von den meisten Autoren ist die grosse Übereinstimmung dieser Zellen mit den »Schalendrüsenzellen» betont [sie werden von Saint Remy (1890) und Skrjabin (1913) sogar für solche gehalten] und Salensky spricht die Ansicht aus, man könnte »die Schalendrüse als einen, nach einer Seite stark entwickelten Drüsenbelag des Uterus betrachten». Im Anschluss an die eben ausgesprochene Vermutung halte auch ich es für recht wahrscheinlich, dass sowohl die in Rede stehenden Drüsenzellen als auch die »Schalendrüsen» sich aus einem ehemalig indifferenteren Drüsenbelag des Uterus herausdifferenziert haben.

Über die Funktion dieser Drüsenzellen kann ich nur die Vermutung aussprechen, dass sie das hie und da beobachtete, klebrige Uterussekret ausscheiden (vgl. z. B. Odhner 1910, Textfig. 4). Ein ähnliches Uterussekret habe ich konstant bei den *Diplocotyle*-Arten gefunden; bei den übrigen Cyathocephaliden habe ich jedoch ein derartiges Sekret im Uterus nur vereinzelt beobachtet; vielleicht ist dieser Umstand auf Einwirkung der benutzten Fixierungsflüssigkeiten zurückzuführen.

Was endlich die Terminologie dieser Drüsen anbelangt, sind sie von Salensky als Uterinaldrüsen bezeichnet, während Monticelli sie »glandole glutinipare» nannte; ich halte den von Salensky verwendeten Namen für sehr passend und werde ihn auch im folgenden benutzen.

Wir gehen nun zur letzten Abteilung der weiblichen Ausführungswege, dem Uterus, über. Nach Braun (»Bronn», p. 1439) können wir bei den Pseudophyllideen drei Abschnitte desselben unterscheiden, und zwar Uteringang, Uterus s. str. und Mündungspartie, eine Einteilung, die auch von Lühe (1900 c, p. 77 ff.) in seiner Behandlung der verschiedenen Uterustypen bei den Pseudophyllideen benutzt wird. Nach Lühe können wir nämlich in dieser Ordnung vier von einander abweichende Typen des Uterus unterscheiden: erstens den bei *Dib. latus* und anderen vorkommenden Typus, der dadurch gekenn-

zeichnet ist, dass der Uterus in seiner ganzen Länge als ein mehr oder minder stark gewundener Kanal erscheint, bei welchem die drei oben erwähnten Abschnitte von einander nicht scharf abgegrenzt sind. Dies ist dagegen in hohem Masse mit dem zweiten, unter den Amphicotylinen vorkommenden Typus der Fall, indem der Uterus s. str. hier in Form eines einfachen sackförmigen Eibehälters, der sog. »Uterushöhle» ausgebildet ist. Ausser diesen beiden extremen Typen findet sich bei einigen Triaenophorinen (*Fistulicola* und *Ancistrocephalus*) ein dritter, der dem ersten im grossen und ganzen ähnelt, von diesem aber dadurch abweicht, dass der unmittelbar innerhalb der Mündung befindliche Abschnitt erweitert und mit muskulöser Wandung versehen ist; dieser Abschnitt wird als »Uterinatrium» bezeichnet. Bei *Triaenophorus* endlich liegen die Verhältnisse etwa wie bei den Amphicotylinen; die »Uterushöhle» ist jedoch viel kleiner und mit muskulöser Wandung versehen. (Bei den Ptychobothriiden, die in diesem Zusammenhange von Lühe unberücksichtigt blieben, liegen die Verhältnisse etwa so, dass *Ptychobothrium* mit einem anfangs gewundenen, in seinem letzten Teil aber recht stark erweiterten Uterus dem *Triaenophorus*-Typus am nächsten kommt, während sich die *Bothriocephalus*-Arten und vor allem *Clestobothrium* mit einer verhältnismässig stark entwickelten »Uterushöhle» mehr den Verhältnissen des zweiten der oben geschilderten Typen nähern).

Bei einem Versuche, die Abschnitte dieser verschiedenen Uterustypen mit einander zu homologisieren, kommt Lühe zu einem Resultate, das kurz folgendermassen zusammengefasst werden kann: Die »Uterushöhle» der Amphicotylinen entspricht dem gewundenen Uterus s. str. bei *Dib. latus*, den zwischen »Uterinatrium» und Uteringang befindlichen Uteruswindungen bei *Fistulicola* und *Ancistrocephalus* und wahrscheinlich der muskulösen »Uterushöhle» bei *Triaenophorus*. Das »Uterinatrium» stelle dagegen eine Bildung sui generis dar, die zum dritten oder Mündungsabschnitt gehöre.

Bevor ich zu einem Vergleich zwischen dieser Auffassung Lühe's und den Resultaten meiner eigenen Beobachtungen übergehe, halte ich es für zweckmässig, die Ausbildung der Uterinöffnung zu behandeln, weil meines Erachtens gerade hierin die Voraussetzung für das Verständnis der verschiedenen Ausbildungsformen des Uterus liegt. Hier ist es wiederum Pintner (1913, p. 12 ff.), dem wir eine kritische und konsequent durchgeführte Auseinandersetzung verdanken. Betreffs der Uterinöffnung bei den Tetrarhynchiden und Tetraphylli-

deen hat nämlich PINTNER konstatieren können, dass unter diesem Namen nicht weniger als drei von einander verschiedene Erscheinungen zusammengefasst wurden: die »echte Uterinöffnung», die »involutive Scheinuterinöffnung» und die durch Platzen des Gliedes hervorgerufene Kommunikation des Uterus mit der Aussenwelt. »Das wesentlichste Merkmal einer echten Uterinöffnung erblicken wir in einem schrittweisen Entstehen einer trichterigen äussseren Einsenkung vor völliger Gliedreife, die sich dann mit einer entsprechenden inneren Ausstülpung der Uterinwand allmählich verbindet.» Von dieser echten unterscheidet sich die involutive Scheinuterinöffnung nach PINTNER folgendermassen: »Unter dem Andrängen des Uterus bilden die Gewebe der Körperwand eine trichterförmige Einstülpung von innen nach aussen, die, immer weiter vordringend, endlich durchbricht, ja dann oder schon vorher als äussere papillenartige Vorwölbung sehr auffällig werden kann. Die Cuticula aber bildet keinerlei Einsenkung, die von aussen her die Öffnung nach innen vorbereiten würde. Der ganze Prozess verläuft unter jenen Erscheinungen, die man als 'Dehiszenz' der Gewebe zu bezeichnen pflegt, die Uterinöffnung entsteht nicht durch aktives Zellenwachstum, sondern durch Involution, durch eine Art von Resorptionsprozessen, die immerhin, besonders bei raschem Ablauf, auch mit mechanischen Faktoren, wie Druck von innen nach aussen, verbunden sein mögen.» Das Platzen der Glieder geschieht endlich an der durch die Lage der inneren Organe bedingten geeignetsten Stelle, ohne dass hier »weder am ganzen Tier noch an Schnittpräparaten auch nur die Spur einer Uterinöffnung» zu beobachten ist.

Was die Cyclophyllideen und Pseudophyllideen anbelangt, stimmen dagegen fast alle Autoren, wenigstens soweit ich habe finden können, darin überein, dass den ersteren eine Uterinöffnung gänzlich fehle, den letzteren aber durchwegs zukomme; nur v. LINSTOW (1888) stellt das Vorhandensein einer Uterinöffnung bei »*Bothriocephalus rugosus*» in Abrede. Während meiner Untersuchungen über die Pseudophyllideen habe ich jedoch konstatieren können, dass die Frage der Natur der Uterinöffnung auch in dieser Ordnung nicht so einfach ist, wie bis jetzt angenommen wurde. Bei einer Anzahl Formen, für welche *Dib. latus* als Beispiel dienen kann, finden wir zwar eine Uterinöffnung, die alle Forderungen einer echten Uterinöffnung nach der PINTNER'schen Definition erfüllt; bei anderen Formen wieder, wie bei den Triaenophoriden, bei *Ptychobothrium* und den *Bothriocepha-*

lus-Arten, wird die Uterinöffnung in gleicher Weise angelegt; das Durchbrechen tritt aber erst in einem späteren Stadium der Geschlechtsreife ein und zwar bei *Fistulicola* und *Ancistrocephalus* früher als bei *Triaenophorus* und *Ptychobothrium* (für *Triaenophorus* ist das verhältnismässig späte Durchbrechen der Uterinöffnungen eine schon bekannte Tatsache). Bei den *Bothriocephalus*-Arten und bei *Clestobothrium* scheint das Durchbrechen der Uterinöffnungen noch später stattzufinden; diese Formen leiten somit in dieser Hinsicht zu den Verhältnissen bei den Amphicotyliden über.

Unter den Amphicotyliden finden wir nämlich eine Uterinöffnung, die am ehesten mit der »involutiven Scheinuterinöffnung» übereinstimmt. Wie sich *Amphicotyle* betreffs der Uterusmündungen verhält, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, da es mir leider nicht möglich war, diese Form zu verschaffen; bei Ariola (1902) findet sich jedoch die Angabe, dass die Uterinöffnung erst in den reifen Genitalsegmenten durch Zerreissen der Körperwand entstehe und die von Lühe (1902 b) und zum Teil auch die von Schumacher (1914) gegebenen Figuren deuten ebenfalls darauf hin, dass die Uterinöffnung bei *Amphicotyle* von der Körpercuticula verschlossen wird, wenn auch Schumacher das Gegenteilige im Texte erwähnt. Es scheint mir also sehr wahrscheinlich, dass *Amphicotyle*, vielleicht von den allerspätesten Stadien der Entwicklung abgesehen, sich ebenso wie die von mir untersuchten *Eubothrium*-Arten verhält. Bei diesen wölbt sich nämlich ein Teil der Uteruswand, der ohne Zweifel dem Mündungsabschnitt bei anderen Pseudophyllideen entspricht, bis nahe an die Cuticula hervor; diese bleibt indessen völlig intakt und eine von aussen her kommende Einsenkung ist für gewöhnlich nicht vorhanden. Bisweilen erhält man an Querschnitten Bilder, die eine derartige Einbuchtung vortäuschen; eine ähnliche Einbuchtung findet sich dann aber fast immer auch auf der entgegengesetzten Fläche des Gliedes, und beide Einbuchtungen können dann immer der ganzen Strobilalänge nach verfolgt werden, sind also nichts anderes als die bei diesen Formen in den meisten Kontraktionszuständen vorkommenden, medianen Längsfurchen. In einzelnen Fällen scheint indessen eine trichterförmige Einstülpung der Körperwand vorzukommen, ohne dass deshalb Strukturveränderungen der Cuticula wahrzunehmen sind. Einen weiteren Beleg dafür, dass hier nicht von einer echten Uterinöffnung die Rede sein kann, erblicke ich darin, dass in allen von mir beobachteten Fällen, wo der Uterus

in offener Kommunikation mit der Aussenwelt stand, die Cuticula rings um die Öffnung zerrissen war. Das eben beschriebene Aussehen der Uterinöffnung bei den *Eubothrium*-Arten ist von Beginn der Eierproduktion an wahrzunehmen und besteht noch nachdem der Uterus mit Eiern ganz gefüllt ist und alle übrigen Organe der Markschicht verdrängt hat.

Bei den Gattungen *Abothrium* und *Parabothrium* sind die Verhältnisse wiederum etwas abweichend. Wie schon Lönnberg (1891 b) bemerkt hat, wird die »Uterinöffnung» bei diesen Arten*) sehr spät angelegt. In Proglottiden, wo die Eierproduktion erst begonnen hat, erreicht die Ausbuchtung der Uteruswand bei weitem nicht die Cuticula, was ja bei den *Eubothrium*-Arten in diesem Stadium der Fall ist, oft auch nicht die Subcuticularschicht. Erst auf einem viel späteren Stadium der Entwicklung, wenn sich der Uterus schon stark erweitert hat und mit Eiern gefüllt ist, nähert sich die Ausstülpung der äusseren Körperwand und zwar, nach meinen Präparaten zu urteilen, stärker bei *Abothrium* als bei *Parabothrium*; in einem einzigen Falle habe ich bei *Abothrium* sogar einen Durchbruch der Cuticula beobachtet, der auf natürlichem Wege entstanden zu sein scheint. Im Vergleich mit allen übrigen von mir beobachteten Fällen ist dieser einzige Fund vielleicht nur als eine Anomalie zu betrachten, lässt anderseits aber die Möglichkeit offen, dass mir die allerspätesten Stadien der Entwicklung der Uterinöffnung bei den Amphicotyliden bis auf den jetzt erwähnten Fall entgangen sind.

Wie dem auch sei, so scheint mir doch aus dem oben Angeführten unzweideutig hervorzugehen, dass auch unter den Pseudophyllideen die Uterinöffnung in verschiedener Weise ausgebildet ist und zwar in einer fast kontinuierlichen Reihe von der echten, präformierten bis zu der erst sehr spät oder gar nicht durchbrechenden. Diese Reihe entspricht sicherlich auch der phylogenetischen Entwicklung der Uterinöffnung, und dass die echte Uterinöffnung als der ursprüngliche Zustand anzusehen ist, halte ich mit Braun (»Bronn», p. 1439) und Spengel für ganz zweifellos. Die von Lönnberg ausgesprochene Auffassung, dass der Uterusöffnung auf Grund ihrer späten Anlegung kein grösseres phylogenetisches Alter beizumessen sei und folglich sekundärer Natur sein müsse, ist ja als nur auf die Verhältnisse bei *Abothrium* und *Parabothrium* gestützt, ganz ohne Bedeu-

*) Dass wirklich beide Arten von Lönnberg beobachtet und untersucht wurden, werde ich unten p. 182, 185, 187 zeigen.

tung. Ich stimme also Braun (l. c., p. 1440) unbedingt bei, wenn er in diesen Verhältnissen nur »den Weg» sieht, »auf dem das Endstück mitsamt der Mündung des Uterus zu verschwinden im Begriff steht.»

Schon im vorigen Kapitel ist vorübergehend eine Ursache dieser Rudimentation der Uterinöffnung erwähnt, nämlich der Übergang der anapolytischen Strobila in eine apolytische. Dass die echten Uterinöffnungen in der Regel für die anapolytischen Strobilen charakteristisch sind und fast ausschliesslich bei diesen vorkommen, ist schon von Pintner (1913, p. 17) hervorgehoben: »Geht man die Rhynchobothrien (und die Cestoden überhaupt) durch, die echte Uterinöffnungen besitzen, so findet man, dass Uterinmündungen fast ausschliesslich anapolytischen Ketten angehören. Das scheint auch biologisch völlig verständlich: wo Glieder von der Kette abgestossen werden, sorgen diese abgestossenen Glieder für die Zerstreuung der Keime, wo das nicht der Fall ist, müssen zu diesem Zwecke die Eier abgelegt werden.» Dass die Organisation der Strobila auf die Ausbildung der Uterinöffnung eingewirkt hat und nicht umgekehrt, ist wohl a priori wahrscheinlicher; ausserdem scheint mir der Umstand, dass der von mir als pseudoapolytisch bezeichnete Übergangstypus noch mit echten Uterinöffnungen versehen ist, für diese Auffassung zu sprechen; es hat meines Erachtens hier die beginnende Abstossung der Proglottiden noch nicht eine Einwirkung auf die Uterinöffnung hervorgerufen. Wäre dagegen die Reduktion der Uterinöffnungen das Primäre, dann wäre auch das Vorkommen von echten Uterinöffnungen bei apolytischen Strobilen undenkbar.

Es ist aber bemerkenswert, dass nicht alle anapolytischen Strobilen mit echten Uterinöffnungen ausgestattet sind; bei den anapolytischen Strobilen der *Eubothrium*-Arten sind ja die Uterinöffnungen, wie eben besprochen wurde, recht stark reduziert und entsprechen wohl am ehesten den involutiven Scheinuterinöffnungen der Tetrarhynchen und Tetraphyllideen. Meiner Ansicht nach ist aber diese Ausnahme nur scheinbar. Wie ich schon im vorigen Kapitel erwähnt habe, sind diese Arten, soviel wir wissen, nur einjährig mit einer verhältnismässig kurzen Geschlechtsperiode, und da die ganze Strobila schon vor der Geschlechtsreife in ihrer ganzen Länge ausgebildet ist, findet die Eierproduktion und Eireife nicht successiv sondern etwa gleichzeitig in allen Genitalkomplexen, den aller-

ersten ausgenommen, statt, wonach die reifen Eier ebenfalls gleichzeitig durch das Absterben der ganzen Strobila nach aussen befördert werden. Dies ist ja aber prinzipiell nichts anderes als was für die einzelnen Glieder der apolytischen Strobilen gilt: die ganze Strobila der *Eubothrium*-Arten ist mit den einzeln abgehenden reifen Gliedern der apolytischen Formen biologisch gleichwertig, und aus diesem Grunde braucht sie ebensowenig wie jene mit präformierten Uterinöffnungen versehen zu sein.

Ob aber die kurze Lebensdauer der Strobila allein eine Reduktion der Uterinöffnungen hervorrufen kann und somit als zweite Ursache einer derartigen Reduktion zu betrachten ist, scheint mir indessen sehr fraglich; bei *Triaenophorus*, der sich nach meinen eigenen, oben erwähnten Beobachtungen betreffs der Lebensdauer der Strobila prinzipiell ebenso verhält wie die *Eubothrium*-Arten, könnte der späte Durchbruch der Uterinöffnung für eine derartige Annahme sprechen; bei *Ligula* und *Schistocephalus* dagegen, die ja in bezug auf Kürze der Geschlechtsperiode viel extremer sind, ist eine beginnende Reduktion der Uterinöffnung nicht zu konstatieren. Wie ich aber im vorigen Kapitel zu zeigen versucht habe, ist die Anapolysie der *Eubothrium*-Strobilen wahrscheinlich sekundärer Natur, und es scheint mir dann gut denkbar, dass auch hier der erste Anstoss für die Reduktion der Uterinöffnungen gerade durch Apolysie gegeben wurde. Wegen der eben besprochenen biologischen Verhältnisse ist dann die Reduktion von der später eintretenden Anapolysie gar nicht beeinflusst worden. Die verhältnismässig kurze Lebensdauer der *Eubothrium*-Strobilen ist also wahrscheinlich nicht als Ursache des ersten Auftretens der Rudimentierung der Uterinöffnungen zu betrachten, sondern erklärt nur, weshalb diese Rudimentierung, trotzdem die Strobila anapolytisch ist, besteht und vielleicht auch noch weiter gehen kann.

Nach Pintner soll ausserdem die Ausbildung der Muskulatur insofern für das Vorhandensein bzw. Fehlen einer Uterinöffnung von Bedeutung sein, als das Platzen der Uteri bei muskelkräftigen Strobilen nicht stattfinden konnte. Nach seiner Auseinandersetzung hierüber (1913, p. 17) geht aber hervor, erstens, dass dies »durchaus nicht immer» zutrifft, zweitens, dass in erster Linie anapolytische Formen gemeint sind. Wenn man nun bedenkt, dass sehr muskelkräftige aber apolytische Formen, wie z. B. die *Taenia*-Arten, jeder Spur einer Uterinöffnung entbehren, während anderseits ausge-

sprochen muskelarme aber anapolytische Strobilen, wie die der *Diplocotyle*-Arten, mit echten Uterinöffnungen versehen sind, kann man der Ausbildung der Muskulatur keinen grösseren Wert für das Fehlen bzw. Vorhandensein der Uterinöffnungen beimessen; mir scheint die Apolysie oder Anapolysie in dieser Hinsicht allein eine völlig befriedigende Erklärung zu geben, oder kann vorläufig wenigstens als Hauptursache betrachtet werden.

Nach diesem Versuche, einen Erklärungsgrund für die Reduktionserscheinungen der Uterinöffnungen zu erhalten, kehre ich zur Besprechung der verschiedenen, unter den Pseudophyllideen vorkommenden Uterustypen zurück. Vergleichen wir nun das Vorkommen derselben mit dem Vorkommen von echten und mehr oder weniger rudimentären Uterinöffnungen, so ergibt sich als Resultat die sehr interessante Tatsache, dass dem gewundenen Uterus, wie er z. B. bei *Dib. latus* zu finden ist, stets eine echte und früh durchbrechende Uterinöffnung zukommt, während bei dem zu einer geräumigen »Uterushöhle» erweiterten Uterus eine Mündung gar nicht zur Ausbildung gelangt oder jedenfalls während der ganzen Embryonalentwicklung verschlossen ist. Bei denjenigen Formen endlich, bei denen der Uterus zum grössten Teil gewunden ist, in seinem distalen Abschnitt aber zu einem »Uterinatrium», wie bei *Fistulicola* und *Ancistrocephalus*, oder zu einer kleinen »Uterushöhle», wie bei *Triaenophorus* und *Ptychobothrium*, anschwillt, ist zwar eine auf natürlichem Wege entstandene Uterinöffnung vorhanden, die jedoch im Vergleich mit derjenigen des ersterwähnten Typus verhältnismässig spät durchbricht und, wie es scheint, desto später, je geräumiger die Erweiterung des Uterus ist.

Diese, soweit ich finden kann, durchgehend vorkommende Relation zwischen Form des Uterus und Ausbildung seiner Mündung ist sicherlich keine zufällige, sondern deutet vielmehr darauf hin, dass diese Erscheinungen mit einander direkt zusammenhängen, und es scheint mir ferner kein Zweifel darüber herrschen zu können, dass die Ausbildung der Uterinöffnung für die Form des Uterus ausschlaggebend ist. Wo eine früh durchbrechende, echte Uterinöffnung vorkommt, durch welche die Eier successiv nach aussen befördert werden können, braucht der Uterus nicht als Eibehälter, sondern nur in Form eines Ausführungsganges ausgebildet zu sein, der jedoch eine verhältnismässig beträchtliche Länge besitzen muss, damit die Eier nicht vor vollendeter Schalenbildung entleert werden.

Wo anderseits die Uterinöffnung einer so starken Reduktion unterliegt, wie wir es z. B. bei den Amphicotyliden fanden, werden natürlich die am Austreten verhinderten Eiermassen immer dichter angehäuft und bewirken so eine starke Erweiterung des Uterus, wahrscheinlich auf Kosten seiner Länge. In dieser Weise lässt sich allerdings die Entstehung der geräumigen »Uterushöhle» bei den Amphicotyliden am einfachsten erklären. Ist aber diese Auffassung richtig, so liegt wohl auch nichts Befremdendes darin, dass, wenn die Uterinöffnung erst verhältnismässig spät durchbricht, Anhäufungen von Eiern im distalen Teil des Uterus kleinere oder grössere Erweiterungen, wie das »Uterinatrium» bei *Fistulicola* und *Ancistrocephalus* und die erweiterte Partie des Uterus bei *Triaenophorus* und *Ptychobothrium*, hervorbringen. Auch nach dem Durchbruch kann sicherlich diese Erweiterung auf Grund der um die Öffnung befindlichen Muskulatur als ein von Zeit zu Zeit entleerter und von Neuem gefüllter Behälter für die Eier funktionieren. Diese Bildungen sind dann einfach als Vorstufen zu dem bei den Amphicotyliden vorkommenden Uterustypus in seiner Entwicklung aus dem gewundenen Typus anzusehen.

Ich bin also mit Lühe völlig einverstanden, wenn er die »Uterushöhle» bei den Amphicotyliden, wie auch die Erweiterung des Uterus bei *Triaenophorus* als homolog mit dem gewundenen »Uterus s. str.» bei den Dibothriocephaliden betrachtet. Dagegen kann ich seiner Meinung, das »Uterinatrium» sei eine Bildung sui generis ohne Gegenstück bei den übrigen Formen, nicht beistimmen, da ich, wie gesagt, in dieser Bildung nur die erste Anlage der »Uterushöhle» erblicke; bei *Fistulicola* und *Ancistrocephalus* sind also die Uteruswindungen plus »Uterinatrium» mit dem gewundenen Uterus bzw. der »Uterushöhle» homolog.

Aus diesen Gründen finde ich also den Namen »Uterinatrium» ganz überflüssig. Ebenso scheint mir die Benennung »Uterushöhle», wie überhaupt besondere Namen für die verschiedenen Uterustypen oder deren einzelne Teile (unter allen Umständen ist die hie und da für den Anfangsteil des Uterus verwendete Bezeichnung »Oviduct» zu vermeiden, vgl. oben p. 59) in deskriptiver Hinsicht von recht wenig Wert. Dasselbe gilt endlich zum Teil auch für die von Pintner eingeführten Termen der Uterinöffnungen, soweit es sich um die Verhältnisse bei den Pseudophyllideen handelt; denn wie ich oben gezeigt habe, ist in dieser Ordnung eine fast kontinuierliche Reihe

von Zwischenstufen zwischen der echten Uterinöffnung und der involutiven Scheinuterinöffnung, die ja meiner Ansicht nach nur als eine stark rückgebildete Uterinöffnung anzusehen ist, zu finden, und diese Zwischenstufen sind demnach oft schwer in die gegebenen Kategorien einzureihen. Deshalb würde ein solches Verfahren die beabsichtigte Klarheit und Präzision kaum befördern, während anderseits die zu erwähnenden Tatsachen meistens ohne besondere Bezeichnungen kurz ausgedrückt werden können. Hiemit soll natürlich nicht gesagt sein, dass nicht die von PINTNER vorgenommene Auseinandersetzung über die Natur der Uterinöffnung von ausserordentlich grosser Bedeutung und bestehendem Wert, sowohl für die von ihm behandelten Gruppen, als auch für die Pseudophyllideen sei. Auch glaube ich, dass die fragliche Terminologie für Tetrarhynchen und Tetraphyllideen eine sehr passende ist und gute Dienste leisten wird.

Im Anschluss an diese Übersicht über den Bau des Uterus der Pseudophyllideen, die natürlich bei weitem nicht erschöpfend ist, möchte ich einige Tatsachen betreffs des Baues der Eier hinzufügen. Auch diese Frage muss hier ziemlich summarisch behandelt werden; vor allem kann und brauche ich in diesem Zusammenhange auf Tatsachen rein embryologischer Natur nicht einzugehen.

Nach den grundlegenden Untersuchungen SCHAUINSLAND's (1885) über die Embryonalentwicklung der Pseudophyllideen unterscheidet man bei diesen Formen für gewöhnlich zwei verschiedene Eitypen. Der erste Typus, für welchen die Eier von *Dib. latus* als Beispiel dienen können, ist dadurch gekennzeichnet, dass die Eischale dickwandig und an einem Pole mit einem runden Deckel versehen ist, sowie dass die Embryonalentwicklung erst nach Ablage der Eier im Wasser erfolgt. Das Embryo ist von einer stark bewimperten, epithelialen Hülle umgeben und zwischen dieser und der Eischale befindet sich noch eine zweite Hülle, die sog. Hüllmembran. Nach vollendeter Embryonalentwicklung schlüpft das Embryo, von seiner Wimperhülle umgeben, durch die beim Aufspringen des Deckels gebildete Öffnung der Eischale aus, während die Hüllmembran in der Schale zurückbleibt. Der zweite, bei den *Eubothrium*-Arten beobachtete Typus unterscheidet sich vom ersten darin, dass die Eischale dünnwandig und ungedeckelt ist; die

Embryonalentwicklung findet im Uterus statt, die epitheliale Hülle trägt keinen Wimperbesatz und das Embryo schlüpft nicht aus.

Mit einer Ausnahme gehören angeblich alle bis jetzt untersuchten Eier der Pseudophyllideen entweder dem einen oder dem anderen dieser beiden Typen an; die Ausnahme bilden die Eier von *Fistulicola xiphiae*, die zwar dickschalig und gedeckelt sind, nach LÜHE (1900 c) aber wenigstens den grössten Teil der Embryonalentwicklung im Uterus durchmachen; auch in den ältesten von LÜHE beobachteten Stadien blieb die Embryonalhülle unbewimpert, doch hält es LÜHE auf Grund der sehr grossen Ähnlichkeit mit den entsprechend weit entwickelten Eiern von *Triaenophorus* nicht für ausgeschlossen, dass eine Bewimperung später, vielleicht erst nach der Ablage der Eier, zur Ausbildung gelange.

Während meiner Untersuchungen habe ich leider recht wenige Beobachtungen über die Eier der Pseudophyllideen an lebenden Objekten anstellen können; meistens handelte es sich dabei um in dieser Hinsicht durch die Untersuchungen SCHAUINSLAND's schon bekannte Formen wie *Dibothriocephalus latus*, *Schistocephalus* und *Triaenophorus*. Indessen bin ich auch in der Lage gewesen, einige andere Formen zu untersuchen und habe dabei ein paar Beobachtungen gemacht, die insofern ein besonderes Interesse beanspruchen können, als sie zum Teil bis jetzt unbekannte Tatsachen zu Tage fördern.

Die Eier der *Bothriocephalus*-Arten sind als dünnschalig, ungedeckelt und auch im Übrigen als mit dem zweiten Typus übereinstimmend angesehen; meines Wissens sind aber keine besonderen Untersuchungen über die Embryonalentwicklung dieser Formen angestellt worden. Bei einer Art dieser Gattung, dem an der schwedischen Westküste in *Cottus scorpius* häufig vorkommenden *Bothriocephalus scorpii* (O. F. MÜLL.), gestalten sich die Entwicklungsvorgänge in groben Zügen folgendermassen. Die Eischale ist verhältnismässig dick aber anscheinend ohne Deckel. Ein Teil der Embryonalentwicklung findet zwar im Uterus statt, wird aber erst vollendet, nachdem die Eier in Meerwasser gebracht werden. Einige Tage nach dem Überführen fand ich nämlich, dass sich die Eischalen in einer sehr charakteristischen Weise geöffnet hatten: an einem Pole geschah eine halbkreisförmige Berstung, so dass etwa ein Halbdeckel gebildet wurde; durch weitere Berstungen in der Längsrichtung der Schale wurde dann eine Öffnung gebildet, durch welche das Embryo hinausschlüpfen konnte. Zu diesen Beobachtungen muss

jedoch bemerkt werden, dass auch Eier mit normal aufspringendem Deckel, und zwar in verschiedenen Kulturen in verschieden grosser Zahl, angetroffen wurden.

Den zweiten von mir beobachteten und von den zwei Haupttypen abweichenden Typus bilden die Eier von *Abothrium gadi* und *Parabothrium bulbiferum*. Im grossen und ganzen stimmen sie mit den Eiern von *Eubothrium rugosum* überein (nach Schauinsland's Beschreibung; selbst habe ich nicht Gelegenheit gehabt, die Eier dieser oder anderer *Eubothrium*-Arten in frischem Zustande zu untersuchen), weichen aber in zwei Punkten von diesen ab. Erstens ist die Schale auffallend dünn und kugelig, und zweitens ist im fertiggebildeten Ei die Embryonalhülle nicht zellulär, sondern macht den Eindruck einer »zweiten Schale», wodurch diese Eier eine auffallende Ähnlichkeit mit denjenigen vieler Cyclophyllideen zeigen. Diese Beobachtung ist zwar nicht neu, da ein Ei von *Abothrium gadi* schon bei P. J. v. Beneden (1871) richtig abgebildet ist (Pl. VI. Fig. 17), ohne jedoch im Texte erwähnt zu werden; diese Abbildung, auf die ich hier verweise, ist aber meines Wissens ganz unberücksichtigt geblieben. In Meerwasser überführt schlüpften die Embryonen nicht aus, was ja auch nicht zu erwarten war.

Mit den Verhältnissen bei *Fistulicola*, *Bothriocephalus scorpii*, *Abothrium* und *Parabothrium* vor Augen, muss also die Annahme, dass wir es unter den Pseudophyllideen betreffs der Eier und deren Entwicklung mit nur zwei, von einander scharf gesonderten Typen zu tun haben, als verfrüht angesehen werden, denn die Eier von *Fistulicola* und *Bothriocephalus* bilden ja zwei deutliche Übergangsstadien dazwischen, während die Eier von *Abothrium* und *Parabothrium* sozusagen noch extremer als die *Eubothrium*-Eier sind. Ist nun der unvollständige Deckel des *Bothriocephalus*-Eies als ein werdender oder rudimentärer anzusehen? Oder mit anderen Worten: welches Stadium in dieser Reihe von Eitypen ist als das primäre zu betrachten?

Im Anschluss an das über den Uterus und seine Mündung Gesagte, scheint mir diese Frage nur in einer Weise zu beantworten. Die ursprünglichsten Verhältnisse werden von den, den Eiern der Trematoden ähnelnden, gedeckelten und sich erst ausserhalb des Uterus zu einem bewimperten Embryo entwickelnden Eiern repräsentiert, während die im Uterus verlaufende Embryonalentwicklung durch die Reduktion der Uterinöffnung entstanden ist. Dass tat-

sächlich die Reduktion der Uterinöffnung und die darauf zurückzuführende Umbildung des Uterus dem Schwinden, sowohl des Dekkels der Eischale, als auch der Bewimperung der Embryonalhülle vorangehen, scheint mir aus den Umständen unzweideutig hervorzugehen, dass bei denjenigen Formen, wo der Uterus noch zum grössten Teil gewunden ist, die Uterinöffnung aber verhältnismässig spät durchbricht und demgemäss eine kleine Erweiterung des Uterus vorhanden ist, die Eier noch gedeckelt sind (auch bei *Ptychobothrium belones* im Gegensatz zu den Angaben LÜHE's!), während der Deckel erst bei Formen mit sehr spät durchbrechender Uterinmündung und relativ gut ausgebildeter »Uterushöhle» unvollständig ist. Ausserdem fällt ja die Ausbildung einer zweiten Eischale oder Eihülle, wie man nun sagen will, mit dem Vorkommen der am stärksten rückgebildeten Uterinöffnung zusammen.

Wie ich schon in der Einleitung hervorgehoben habe, sind meiner Ansicht nach die wichtigsten Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse und somit auch für die Systematik der Pseudophyllideen aus den Organisationsverhältnissen der Geschlechtsorgane zu holen, eine Ansicht, die seit dem Beginn dieses Jahrhunderts die Systematik der parasitischen Plathelminthen beherrscht und ausserordentlich gefördert hat. Dass aber in dieser Hinsicht nicht allen Charakteren derselbe Wert zuzuschreiben ist, ist wohl ganz überflüssig zu betonen. Es würde indessen allzu weit führen, alle aus den Geschlechtsorganen geholten Merkmale hier einer näheren Prüfung zu unterwerfen; ich muss mich deshalb in diesem Zusammenhange damit begnügen, erstens die leitenden Gesichtspunkte meines nachfolgenden Entwurfs einer Einteilung der Pseudophyllideen kurz zu besprechen, und zweitens ein paar ausgewählte Merkmale zu diskutieren.

Wenn es darauf ankommt, ein »natürliches», d. h. auf Verwandtschaftsverhältnisse (so gut wir nun diese durch die unserer Beobachtung zugänglichen morphologischen Merkmale beurteilen können) der einzelnen Formen begründetes System zu schaffen, so müssen natürlich möglichst viele Merkmale herangezogen und mit berücksichtigt werden. Wie diese Merkmale aber weiter zu benutzen sind, dafür lassen sich wohl keine im voraus gegebene Regeln aufstellen; es gibt keine Merkmale, die a priori den Wert als Gattungs-,

Unterfamilien- oder Familiencharaktere beanspruchen können, ohne dass das so aufgebaute System ein mehr oder weniger künstliches Gepräge tragen würde; mag sein, dass eine solche Einteilung unter Umständen praktisch vorteilhaft und gut verwendbar sein kann, was uns aber in diesem Zusammenhange nicht interessiert.

Nur die Artcharaktere können gewissermassen im voraus bestimmt werden; als solche betrachte ich nämlich alle konstant auftretenden graduellen Verschiedenheiten, hauptsächlich Lageverhältnisse, Form und Grösse der einzelnen Organe, wozu auch in diesem Zusammenhange Scolex, Strobila und deren verschiedene Teile, sowie in gewissen Fällen auch die Eier (vgl. hierüber näher weiter unten) zu zählen sind. Hieher gehören ebenfalls konstante Verschiedenheiten in bezug auf Wirte und Zwischenwirte, wie auch andere ökologische Merkmale wie z. B. Wohnsitze der geschlechtsreifen Stadien oder sogar der Larvenformen; so ist z. B. das Plerocercoidstadium von *Triaenophorus tricuspidatus* stets subperitoneal, dasjenige von *T. robustus* dagegen stets in der Muskulatur encystiert.

Alle Arten, die sich nur durch derartige konstante Einzelheiten unterscheiden, im grossen und ganzen aber gleichartig gebaut sind, bilden zusammen eine Gattung. Der Gattungsbegriff ist also nicht etwas im voraus Bestimmbares, sondern muss sich in jedem einzelnen Fall so zu sagen aus den Formen selbst ergeben; aus diesem Grunde ist es auch leichter, den Gattungsbegriff durch Beispiele zu beleuchten als zu definieren. Als Beispiel einer solchen Artgruppierung verwiese ich auf die im speziellen Teil näher behandelte Gattung *Eubothrium;* die in dieser Gattung zusammengestellten Arten scheinen mir deutlich zu zeigen, was als Artunterschied zu betrachten ist und welche Ansprüche man an die Umgrenzung der Gattungen stellen kann.

In derselben Weise wie sich die Arten zu Gattungen zusammenschliessen, so fügen sich auch die nächstverwandten Gattungen zu höheren systematischen Einheiten oder Familien zusammen. Die Forderung, die man an die in einer Familie zu vereinigenden Gattungen stellen muss, ist nun meines Erachtens, dass sie sich in ihrer Organisation eng an einander schliessen und so anderen Gattungen gegenüber einen eigenen Organisationstypus vertreten oder von phylogenetischer Betrachtungsweise aus gesprochen, dass sie in engerem Sinne gemeinsamer Abstammung sind und in dieser Hinsicht ein geschlossenes Ganzes bilden. Hiebei macht sich nun aber der un-

gleich grosse phylogenetische Wert der einzelnen Merkmale geltend. Bei der Beurteilung, welche Gattungen als mit einander enger verwandt zu betrachten sind, müssen nämlich alle diejenigen Merkmale, die durch äussere Einwirkungen mehr oder weniger direkt beeinflusst werden und somit als Konvergenzen bei Formen ohne nähere Verwandtschaft leicht entstehen können, ausser Rechnung gelassen oder wenigstens erst in zweiter Linie berücksichtigt werden.

Als solche unzuverlässigere Merkmale sind erstens, wie ich schon in den zwei vorhergehenden Kapiteln zu zeigen versucht habe, alle diejenigen Merkmale zu rechnen, die kurzweg Scolex- und Strobilacharaktere genannt werden können; dass diese »äusseren» Merkmale den anatomischen Merkmalen gegenüber als viel empfindlicher und umwandlungsfähiger anzusehen sind und aus diesem Grunde als Unterlage für Auseinandersetzungen über Fragen der Verwandtschaftsverhältnisse wenig geeignet sind, ist wohl eine Auffassung, die heutzutage allgemein anerkannt wird.

Dass aber auch die innere Organisation, womit in diesem Zusammenhange in erster Linie die Geschlechtsorgane gemeint sind, von diesen äusseren Einwirkungen nicht ganz unbeeinflusst bleibt, ist eine Möglichkeit, die nicht ausser Rechnung gelassen werden darf, auch wenn der Zusammenhang zwischen den einwirkenden Faktoren und den von ihnen hervorgerufenen Veränderungen in der Organisation in manchen Fällen schwer zu überblicken ist. In einem Falle glaube ich jedoch einen derartigen Zusammenhang festgestellt zu haben: ich ziele auf die oben eingehender behandelte Abhängigkeit der Ausbildung der Uterinöffnung und die daraus folgenden Veränderungen im Bau des Uterus und der Eier von der Apolysie, eine Erscheinung, die ja ihrerseits zuletzt wohl nichts anderes als eine von günstigen äusseren Bedingungen hervorgerufene biologische Anpassung ist. Meiner Ansicht nach können wir nun hier noch einen Schritt weiter gehen und den eben aufgezählten Bildungen auch die Dotterstocksfollikel anreihen. Die Ausbildung derselben scheint mir nämlich in innigem Zusammenhange mit derjenigen der Eischale zu stehen, was mit Rücksicht auf die Bedeutung des Dottersekretes bei der Schalenbildung durchaus erklärlich scheint: bei Formen mit gut ausgebildeten Eischalen sind auch die Dotterstocksfollikel sehr zahlreich und daher peripher gelegen und ihre Zellen sind mit Schalentröpfchen reichlich versehen. Bei einer Verdünnung der Eischale, wie z. B. in der Familie Amphicotylidae,

nimmt nun die Zahl der Dotterstocksfollikel sowie ihr Gehalt an Schalentröpfchen immer mehr ab und gleichzeitig tritt auch in ihrer Lage eine Zentralisation ein, sodass die Follikel bei den Abothriinen schon gänzlich in der Markschicht gelegen sind. Bei den Tetrabothriiden, wie auch bei den Cyclophyllideen, die ja statt der Eischale nur eine sehr dünne »Eihülle» besitzen, ist endlich die Reduktion und Zentralisation der Dotterstocksfollikel so weit gegangen, dass nur ein unpaarer Dotterstock vorhanden ist. Durch diese Tatsachen scheint mir der Zusammenhang zwischen der Verdünnung der Eischalen und der Reduktion und Zentralisation der Dotterstocksfollikel ausser Zweifel gestellt; ich halte es jedoch nicht für überflüssig zu erwähnen, dass wir eine schöne Parallele hiezu auch unter den digenen Trematoden in der Familie Zoogonidae Odhner besitzen [vgl. Odhner (1911 a)].

Es ist nun denkbar und sogar sehr wahrscheinlich, dass ein solcher Reduktionsprozess wie der hier kurz angedeutete als Folge einer apolytischen Entwicklung der Strobila ganz unabhängig in mehreren verschiedenen Cestodengruppen einsetzen und mehr oder weniger weit fortschreiten kann. Meinen eigenen Erfahrungen nach ist dies auch tatsächlich der Fall; es scheint mir sogar, als ob diese Entwicklungstendenz eine für die Cestoden eigenartige und charakteristische wäre. Von einer solchen Betrachtungsweise aus ist es natürlich nicht möglich, den fraglichen Merkmalen an und für sich irgend eine entscheidende Beweiskraft beizumessen, wenn es darauf ankommt, die Verwandtschaft und engere Zusammengehörigkeit der Gattungen festzustellen. Hiemit wäre aber nicht gesagt, dass diese Merkmale für die Systematik ganz und gar unbrauchbar seien; im Gegenteil scheinen sie mir als Indikatoren des Entwicklungsverlaufes bei der Beurteilung der gegenseitigen Verhältnisse der Gattungen innerhalb der durch andere Merkmale festgestellten Verwandtschaftskreise oder Familien überaus wertvoll.

Welche Merkmale können dann bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen als massgebend und beweiskräftig angesehen werden? Die Frage ist insofern schwer zu beantworten, als in verschiedenen Fällen verschiedene Merkmale die Hauptrolle spielen können. Ein Organkomplex, der mir aber stets von hervorragender Bedeutung zu sein scheint, ist der der inneren weiblichen Genitalleitungswege, von dem wohl a priori anzunehmen ist, dass er äusseren Einwirkungen gegenüber verhältnismässig unbeein-

flusst bleibt. Dasselbe ist sicherlich auch mit der gegenseitigen Lage der Genitalpori der Fall. Weiter zähle ich zu den in dieser Hinsicht wertvollen Merkmalen Besonderheiten im Bau des Kopulationsapparates und ausserdem können auch andere, oft anscheinend unbedeutende Merkmale, wie z. B. rein histologische Details u. s. w., die aber mit Hartnäckigkeit immer in derselben typischen Weise wiederkehren, dazu beitragen, der Zusammengehörigkeit verwandter Formen auf die Spur zu kommen und so zusammen mit anderen Merkmalen eine wichtige Rolle spielen (vgl. hiezu auch PINTNER 1913, p. 55).

Eine prinzipielle Übereinstimmung in bezug auf diese letzterwähnten Merkmale wie betreffs der gesamten Topographie der Genitalorgane, wozu vor allem die Lage der Genitalöffnungen gehört, scheinen mir nun die Forderungen zu sein, die in erster Linie an die Repräsentanten einer natürlichen Familie gestellt werden müssen. Dass aber in Fällen unzweideutiger Verwandtschaft eine Abweichung in der einen oder anderen Hinsicht denkbar ist, ist eine Tatsache, womit man allerdings zu rechnen hat, und in solchen Fällen darf man sich natürlich nicht unwiederruflich an die hier aufgestellten Forderungen binden. Als Beispiel eines solchen Verhaltens erwähne ich hier die weiter unten näher zu besprechenden Abweichungen im Bau der inneren weiblichen Genitalleitungswege bei *Monobothrium wageneri* und *Caryophyllaeides fennica*. Um ein weiteres Beispiel aus der Systematik der digenen Trematoden zu wählen, verweise ich in diesem Zusammenhange auch auf die von den übrigen Vertretern der Fam. Steringophoridae in bezug auf die Exkretionsblase abweichende Gattung *Steringotrema* ODHNER, über welche Abweichungen ODHNER sich folgendermassen äussert: »Es ist dies ein sehr lehrreiches Beispiel davon, dass auch die sonst so konservative Exkretionsblase doch mitunter auch bei nächstverwandten Gattungen bedeutende Unterschiede in ihrer Ausbildung aufweisen kann». (ODHNER 1911 b, p. 101 Anm. 9; vgl. auch die Auseinandersetzung über dasselbe Thema bei ODHNER 1911 a, p. 251).

Mit diesen leitenden Gesichtspunkten vor Augen scheint mir die nähere oder entferntere Verwandtschaft der Gattungen zu beurteilen und die mit einander näher verwandten Gattungen, wie sie sich zu geschlossenen Einheiten vereinigen, als Familien zu bezeichnen. Eine Einteilung der Familien in Unterfamilien ist dann in denjenigen Fällen vorzunehmen, wo sich die einer Familie angehö-

renden Gattungen der Verwandtschaft nach zu zwei oder mehreren natürlichen Gruppen vereinigen lassen oder mit anderen Worten, wenn durch die Verwendung dieses Begriffes dem Sinn des ganzen Systemes nach die Klarlegung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse mit noch einer weiteren Schattierung bereichert werden kann.

Auch die Familien sind natürlich innerhalb der Ordnung den Verwandtschaftsbeziehungen nach zu gruppieren; da aber die Voraussetzungen für eine solche Gruppierung, wie ich weiter unten zeigen werde, meines Erachtens nach nur zum Teil noch vorhanden sind, begnüge ich mich in diesem Zusammenhange damit, zu betonen, dass diese Gruppierung selbstverständlich nach ganz denselben Prinzipien wie bei der Bildung von Familien und Unterfamilien vorzunehmen ist.

Wie wohl immer bei systematischen Untersuchungen, so hat sich auch im Laufe meiner Arbeit mehrmals erwiesen, dass Merkmale, die in einer Gruppe sehr konstant und somit von grossem Wert sein können, bei anderen Formen sehr variabel und deshalb ganz wertlos sind. Es würde aber, wie schon oben bemerkt, allzu weit führen, von diesem Gesichtspunkte aus alle in der Systematik benutzten Merkmale hier zu diskutieren; in diesem Zusammenhange will ich nur, um eventuellen Missverständnissen vorzubeugen, ein paar Merkmale erwähnen, die in den systematischen Behandlungen anderer parasitischer Plathelminthengruppen grosse Verwendung gefunden haben, in der Pseudophyllideensystematik aber nur in wenigen Fällen, in den meisten dagegen gar nicht benutzt werden können.

Ein Artmerkmal, das in anderen Cestodenordnungen, besonders unter den Cyclophyllideen grosse Verwendung gefunden hat, ist die Zahl der Hodenbläschen. Unter den Pseudophyllideen ist nun die Verwendung dieses Merkmals schon dadurch sehr beschränkt, dass eine Proglottidenbildung oft nicht vorhanden ist und somit die den einzelnen Genitalkomplexen angehörenden Testesfollikel nicht aus einander gehalten werden können. In solchen Fällen approximative Werte anzugeben, scheint mir recht zwecklos; eine ebenso sichere Angabe der Häufigkeit wird meines Erachtens durch die bildliche Darstellung gegeben. Aber auch bei Formen mit Proglottidenbildung scheinen diese Zahlangaben oft recht wertlos zu sein, da die Zahl der Hodenbläschen beträchtlichen Schwankungen un-

terworfen ist; wenigstens ist dies bei *Parabothrium bulbiferum* und vor allem bei *Abothrium gadi* der Fall (vgl. unten p. 183 bzw. 188). Bei den *Tetrabothrius*-Arten aber scheint im Gegensatz hiezu die Zahl der Hodenbläschen für jede Art typisch und erstaunlich konstant zu sein.

Auch die Eier, die in der Systematik der digenen Trematoden Merkmale von grundlegender Bedeutung liefern, scheinen, was die Pseudophyllideen anbelangt, nur zum Teil, und dann nur als Artmerkmale verwendbar. Schon oben ist betont worden, dass das Fehlen eines Deckels der Schale eine Erscheinung ist, die von der Gestaltung des Uterus und der Uterinöffnung abhängig und sicher als Konvergenz unter nicht näher verwandten Formen mehrmals entstanden ist.

Nicht einmal die Grösse der Eier kann in allen Fällen als Artmerkmal benutzt werden. Für diejenigen Formen (mit Ausnahme der *Diplocotyle*-Arten), die mit dickschaligen, gedeckelten Eiern versehen sind, scheint zwar die Grösse der Eier eine recht konstante zu sein; auch habe ich an *Schistocephalus solidus* (O. F. Müll.) konstatiert, dass die Eier nicht nur im Uterus, sondern auch während der nach Ablage im Wasser stattfindenden Embryonalentwicklung dieselben Dimensionen behalten, die sie als eben fertiggebildet schon besitzen. Ganz anders verhalten sich aber die dünnschaligen, ungedeckelten Eier der Amphicotyliden; hier nehmen, wie schon seit langem her bekannt, die Eier während der im Uterus verlaufenden Embryonalentwicklung beträchtlich an Grösse zu, und unter solchen Umständen sind natürlich alle Grössenangaben, die sich nicht auf ein und dasselbe Entwicklungsstadium beziehen, völlig wertlos. Hiezu kommt ausserdem, dass die Eier ihrer Dünnheit wegen in den Präparaten leicht bis zur Unkenntlichkeit zusammenschrumpfen, ein Umstand, der das exakte Feststellen der wirklichen Eiergrösse noch erheblich erschwert. Nur an ganz reifen, frisch gemessenen Eiern scheint es mir möglich, bei diesen Formen sichere Werte der Eiergrösse zu erhalten; alle Angaben nach konserviertem Material scheinen mir dagegen wertlos oder nur mir grösster Vorsicht verwendbar.

Spezieller Teil.

Das System der Pseudophyllideen.

Das allmähliche Heranwachsen des Pseudophyllideensystemes bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts braucht hier keine nähere Erörterung, da während dieser Zeit die Systematik der Pseudophyllideen durchgehend nur als ein Teil des gesamten Cestodensystemes behandelt wurde und wir über die historische Entwicklung des letzteren schon von Braun in »Bronn» eine vortreffliche Darstellung besitzen, aus welcher ausserdem die wesentlicheren Fortschritte der Systematik der einzelnen Ordnungen unschwer herauszulesen sind.

Diese erste Periode ist hauptsächlich dadurch charakterisiert, dass als für die Systematik grundlegende Merkmale fast ausschliesslich die Ausbildung der Haftorgane des Scolex, in vereinzelnten Fällen auch extreme Formenerscheinungen im Habitus der Strobila benutzt wurden, was in Anbetracht des damaligen Standes der mikroskopischen Technik nicht anders zu erwarten war. Gegen Ende dieser Periode treten uns aber schon die ersten Versuche entgegen, auch andere, freilich auch nur äussere Merkmale bei den systematischen Einteilungen zu benutzen. So verwendete z. B. Monticelli (1892 a) wie schon oben p. 42 erwähnt, das Fehlen oder Vorhandensein einer »äusseren Gliederung» der Strobila als ein Hauptmerkmal bei seiner Einteilung der Cestoden s. str., während Railliet (1892, 1895), Blanchard (1894), Perrier (1897), Stossich (1898) und Ariola (1900 a) für die Pseudophyllideen neben den alten Merkmalen auch die Lage der Genitalöffnungen mit berücksichtigten.

Lühe gebührt das grosse Verdienst, hinsichtlich der Pseudophyllideen mit den alten einseitigen Systematisierungsmethoden radikal gebrochen zu haben, um statt dessen, wie kurz vorher in geringerem Masstabe für gewisse Cyclophyllideen und etwa gleichzeitig für die digenen Trematoden versucht wurde, auf Grund

des gesamten anatomischen Baues der einzelnen Formen die Verwandtschaftsbeziehungen derselben klarzulegen, oder, wie er sich selbst ausdrückt, »ein System auf anatomischer Basis zu schaffen«. In seinem 1899 veröffentlichten Vortrag «Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden» werden die von ihm behandelten Pseudophyllideen auf folgende Unterfamilien und Gattungen verteilt:

Fam. **Bothriocephalidae.**

Subfam. I. *Triaenophorinae* n. subfam.
Gattung 1. *Fistulicola* n. g.
» 2. *Ancistrocephalus* Monticelli
» 3. *Triaenophorus* Rudolphi
» 4. *Abothrium* P. J. v. Beneden
Subfam. II. *Ptychobothriinae* n. subfam.
Gattung 1. *Bothriocephalus* Rudolphi
» 2. *Clestobothrium* n. g.
» 3. *Ptychobothrium* Lönnberg
» 4. *Taphrobothrium* n. g.
? » 5. *Amphitretus* R. Blanchard
? » 6. *Amphicotyle* Diesing
Subfam. III. *Dibothriocephalinae* n. subfam.
Gattung 1. *Dibothriocephalus* n. g.
» 2. *Duthiersia* Perrier
» 3. *Scyphocephalus* Riggenbach
» 4. *Bothridium* Blainville
» 5. *Diplogonoporus* Lönnberg
» 6. *Pyramicocephalus* Monticelli
Subfam. IV. *Ligulinae* Monticelli et Crety
Gattung 1. *Ligula* Bloch
» 2. *Schistocephalus* Creplin
?Subfam. V. *Cyathocephalinae* n. subfam.
Gattung 1. *Cyathocephalus* Kessler
» 2. *Bothrimonus* Duvernoy

In einem im folgenden Jahre erschienenen Aufsatz (1900 a) wird dieses System insofern verbessert, als die Unterfamilie Cyathocephalinae näher begründet wird, wobei Lühe die Gattung *Diplocotyle* neben *Bothrimonus* aufrecht erhält.

Schon zwei Jahre später veröffentlichte Lühe (1902 b) eine Revision seines Pseudophyllideensystemes, die hauptsächlich im

Aufstellen der neuen Unterfamilie Amphicotylinae sowie im Verteilen dieser letzten zugleich mit den 1899 geschaffenen Unterfamilien auf zwei Familien bestand; ausserdem wurde für die Gattungen *Bothriocotyle* Ariola (1900 b) und *Amphitretus* eine eigene, neue Familie, Amphitretidae, aufgestellt, so dass sich das Pseudophyllideensystem nun folgendermassen gestaltete:

Ordn. **Pseudophyllidea** Carus

Fam. I. Dibothriocephalidae n. fam.

Subfam. I. *Ligulinae* Monticelli et Crety

Gattung 1. *Ligula* Bloch
» 2. *Schistocephalus* Creplin

Subfam. II. *Dibothriocephalinae* Lühe

Gattung 1. *Dibothriocephalus* Lühe
» 2. *Duthiersia* Perrier
» 3. *Scyphocephalus* Riggenbach
» 4. *Bothridium* Blainville
» 5. *Diplogonoporus* Lönnberg
» 6. *Pyramicocephalus* Monticelli

Subfam. III. *Cyathocephalinae* Lühe

Gattung 1. *Diplocotyle* Krabbe
» 2. *Bothrimonus* Duvernoy
» 3. *Cyathocephalus* Kessler

Subfam. IV. *Triaenophorinae* Lühe 1899 e. p.

Gattung 1. *Fistulicola* Lühe
» 2. *Ancistrocephalus* Monticelli
» 3. *Anonchocephalus* n. g.
» 4. *Triaenophorus* Rudolphi

Fam. II. Ptychobothriidae n. fam.

Subfam. I. *Amphicotylinae* n. subfam.

Gattung 1. *Amphicotyle* Diesing
» 2. *Abothrium* P. J. v. Beneden
» 3. *Bathybothrium* n. g.

Subfam. II. *Ptychobothriinae* Lühe

Gattung 1. *Bothriocephalus* Rudolphi
» 2. *Clestobothrium* Lühe
» 3. *Ptychobothrium* Lönnberg
» 4. *Taphrobothrium* Lühe

Fam. III. Amphitretidae n. fam.

Gattung 1. *Bothriocotyle* Ariola

» 2. *Amphitretus* R. Blanchard

Zu gleicher Zeit machte Lühe (1902 a) darauf aufmerksam, dass die Gattungen *Caryophyllaeus* und *Archigetes*, deren frühere systematische Stellung unten p. 144 ff. näher erwähnt wird, zu den Pseudophyllideen in innigster Beziehung stehen, und später (1910) stellte er sie als Fam. Caryophyllaeidae Leuckart neben die Familien von 1902 als erste Familie unter den Pseudophyllideen; die Familien Dibothriocephalidae (hier Diphyllobothriidae genannt), Ptychobothriidae und Acanthophallidae (= Amphitretidae) blieben unverändert.

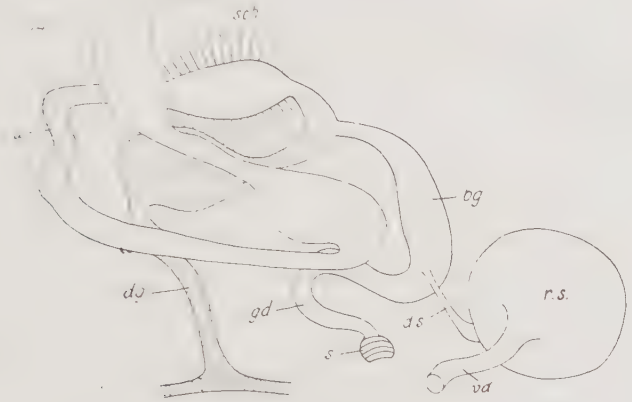
Das Lühe'sche Pseudophyllideensystem in seiner letzterwähnten Form ist bis heute so gut wie unverändert geblieben. Eine nomenklatorische Veränderung wurde von Schumacher (1914) vorgenommen, indem der Familienname Acanthophallidae in Echinophallidae umgeändert wurde. Von Cooper (1917) sind zwei neue Unterfamilien, Haplobothriinae und Marsipometrinae, creiert und in die Lühe'sche Familie Diphyllobothriidae eingereiht; im übrigen behält er das Lühe'sche System unverändert, nur dass die Familie Caryophyllaeidae unberücksichtigt bleibt. Neuerdings hat auch v. Janicki (1918) in einen Entwurf eines neuen Cestodensystemes betreffs der Pseudophyllideen die Veränderung vorgeschlagen, *Caryophyllaeus* und *Archigetes* von diesen zu trennen, um sie statt dessen mit *Amphilina* und *Gyrocotyle* wieder zu vereinigen.

Ich gehe nun zu einer Diskussion des Lühe'schen Pseudophyllideensystemes über. Dass es den älteren Systematisierungsversuchen gegenüber einen entschiedenen Fortschritt bezeichnet, liegt ja auf der Hand. So sind die Gattungen, mit wenigen Ausnahmen, die übrigens zum Teil schon von Lühe selbst betont wurden, scharf umgrenzt und natürlich. Auch das Zusammenführen der Gattungen zu den von ihm aufgestellten Unterfamilien scheint mir fast durchgehend (die einzige Ausnahme bildet die Subfam. Ligulinae, vgl. weiter unten) die Forderungen einer natürlichen Gruppierung zu erfüllen. Mit den Lühe zu Gebote stehenden Formen war sicherlich ein in diesen beiden Hinsichten besseres System kaum möglich zu schaffen.

Dasselbe kann dagegen meines Erachtens von der Lühe'schen Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Unterfamilien nicht gesagt werden. Wenn wir vorläufig von seinen Familien Caryophyllaeidae und Echinophallidae absehen, so werden die übrigen Pseudophyllideen nach einem einzigen Merkmal gruppiert: »Nach Schaffung der neuen Subfamilie (d. h. Amphicotylinae) lassen sich sämtliche von mir gebildete Subfamilien der Bothriocephaliden in zwei Gruppen teilen, je nachdèm die Eischale gedeckelt ist oder nicht. Es will mir nun scheinen, dass diese Teilung den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen entspricht» (Lühe 1902 b, p. 319). Schon das Verwenden eines einzigen Merkmales als Unterlage für eine systematische Einteilung wie die in Rede stehende, muss ja an und für sich ein gewisses Bedenken erwecken. Mit den im allgemeinen Teil näher diskutierten, Lühe aber unbekannten Verhältnissen betreffs des Schwindens des Deckels der Eischale vor Augen, vorausgesetzt, dass meine Auffassung in dieser Hinsicht zutreffend ist, muss man auch sagen, es wäre gut denkbar, dass das Zusammenführen der mit gedeckelten Eiern versehenen Formen in einer, den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechenden systematischen Einheit resultieren könnte, während das Fehlen eines Deckels als ein allzu unsicheres Merkmal beim Schaffen von höheren natürlichen Gruppen bezeichnet werden muss. Schon aus diesem Umstande ergibt sich sowohl die Schwäche der Lühe'schen Auffassung in diesem Punkte als auch die Notwendigkeit, andere Merkmale für die höheren systematischen Einheiten zu wählen. Hiezu kommt nun endlich auch, dass die Lühe'sche Einteilung insofern unhaltbar ist, als auch Vertreter seiner Familie Ptychobothriidae mit gedeckelten Eiern versehen sind; selbst habe ich dies, wie schon kurz erwähnt, sowohl bei *Ptychobothrium belones* als auch bei ein paar *Bothriocephalus*-Arten feststellen können. In diesem Punkte ist also das Lühe'sche Pseudophyllideensystem sicherlich weniger glücklich. Auch scheint mir in diesem Systeme den den Familien Caryophyllaeidae und Echinophallidae zugehörenden Formen eine den übrigen Pseudophyllideen gegenüber allzu scharf markierte Sonderstellung zugemessen: was die erste Familie betrifft, so wird sie ausschliesslich mit der »Monozootie» der ihr angehörenden Formen motiviert, während sie anatomisch eine im Prinzip völlige Übereinstimmung mit der Fam. Dibothriocephalidae aufweist, auch darin, dass die

Eier gedeckelt sind, und die Merkmale der Echinophalliden beschränken sich eigentlich darauf, dass die beiden Flächen der Strobila verschieden gestaltet und die Mündungen von Cirrus und Vagina submarginal gelegen sind, sowie dass der Cirrus mit einer charakteristischen Bewaffnung ausgestattet ist, im übrigen unterscheiden sie sich in keinen wesentlichen Punkten von der Fam. Ptychobothriidae. Die Familienbegriffe des LÜHE'schen Systemes scheinen mir aus diesen Gründen weniger zutreffend und allzu sehr den Charakter eines künstlichen Systemes an sich tragend.

Nach dieser allgemeineren Kritik können wir nun zu einer eingehenderen Prüfung der Zusammensetzung der einzelnen LÜHE'schen



Dibothriocephalus latus (L.).

Textfig. 14 Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

Familien übergehen und mit der Fam. Dibothriocephalidae beginnen. Es zeigt sich hiebei, dass die in dieser Familie zusammengeführten vier Unterfamilien unter sich gar nicht gleich nahe verwandt sein können, sondern mehrere Organisationstypen repräsentieren, für welche die hauptsächliche Übereinstimmung, wie gesagt, eigentlich nur im Vorhandensein einer durchbrechenden Uterinöffnung, eines mehr oder weniger gewundenen Uterus, sowie gedeckelter Eier besteht.

Die wichtigsten Merkmale der Unterfamilie Dibothriocephalinae können folgendermassen zusammengefasst werden: Scolex mit deutlich ausgebildeten Bothrien; Strobila craspedot mit schwach ausgesprochener Proglottidenbildung; Hodenbläschen zum grossen Teil

ausserhalb der Längsnervenstämme; Vas deferens vor seinem Eintritt in den zum Teil »rückgebildeten» Cirrusbeutel mit einer sehr muskulösen Vesicula seminalis externa; Cirrus und Vagina mit gemeinsamer Mündung an der Ventralfläche, hinter dieser die echte Uterinöffnung; Vagina mit gut ausgebildetem Receptaculum seminis und scharf abgesetztem Ductus seminalis, der von vorne in den Befruchtungsgang hineinmündet; unpaarer Dottergang hinter dem Germarium; Plerocercoidstadium, soweit bekannt, wenig entwickelt, Strobila erst im definitiven Wirte, der stets ein amnioter Vertebrat ist, auswachsend.

Wenn wir nun die übrigen drei Subfamilien zum Vergleich heranziehen, so ergibt sich, dass ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu den eben charakterisierten Formen sehr verschiedene sind. Was erstens die Subfam. Ligulinae anbelangt, so stimmen die ihr zugehörenden Formen, *Ligula* und *Schistocephalus*, in bezug auf die Anatomie der Geschlechtsorgane mit den Dibothriocephalinen fast völlig überein, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass die Bothrien rudimentär sind, dass eine Proglottidenbildung fehlt, dass die Strobila schon im Plerocercoidstadium ihre definitive Grösse sowie die Anlagen sämtlicher Genitalorgane erhält. Hiezu kommt endlich auch, dass das Nervensystem bei *Ligula* und *Schistocephalus* eine auffallend starke Entwicklung zeigt. Dass alle diese Merkmale bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse den anatomischen Merkmalen gegenüber von untergeordneter Bedeutung sind, habe ich ja oben zu zeigen versucht, und muss demzufolge *Ligula* und *Schistocephalus* als mit den Dibothriocephalinen sehr nahe verwandt betrachten, was schon Lühe (1899 a) betont hat; im Gegensatz zu Lühe finde ich sogar die Berechtigung der Verteilung dieser Formen auf zwei Unterfamilien, trotzdem ich diese systematische Einheit in viel engerem Sinne als Lühe verwende, sehr fraglich; die endgültige Entscheidung dieser Frage muss ich mir jedoch für eine spätere Diskussion vorbehalten.

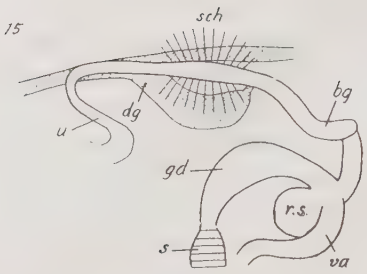
Bei einem Vergleich zwischen den Dibothriocephalinen und den Cyathocephalinen sind dagegen höchst bemerkenswerte Unterschiede, auch im Bau der Genitalorgane, zu notieren. So ist bei den letzteren unter anderem die Strobila stets acrasped und ohne Proglottidenbildung; eine muskulöse Vesicula seminalis externa fehlt; die Vagina mündet nicht zusammen mit dem Cirrus, sondern mit dem Uterus, und zwar hinter ihm, aus; der Ductus se-

minalis mündet von hinten in den Befruchtungsgang ein und der unpaare Dottergang verläuft vor dem Germarium; ausserdem sind sie im geschlechtsreifen Stadium immer Parasiten von Fischen. Die Cyathocephalinen sind also bei weitem nicht so nahe mit den Dibothriocephalinen verwandt wie die Ligulinen, sondern stellen vielmehr einen ganz selbständigen Organisationstypus dar.

Dies gilt in noch höherem Masse für die Vertreter der Lühe'schen Unterfamilie Triaenophorinae: sie unterscheiden sich von den Dibothriocephalinen unter anderem in folgenden Punkten: eine Proglottidenbildung fehlt; die Hodenbläschen liegen fast stets ausschliesslich innerhalb der Längsnervenstämme; eine muskulöse Vesicula seminalis externa fehlt; der Cirrusbeutel ist von »normalem» Typus; Cirrus und Vagina münden zwar zusammen, aber nicht flächenständig, sondern marginal; Vagina ohne deutliches Receptaculum seminis und abgesetzten Ductus seminalis. Schon aus diesen Merkmalen ergibt sich, dass die Lühe'sche Subfam. Triaenophorinae den Dibothriocephalinen (incl. *Ligula* und *Schistocephalus*) und Cyathocephalinen gegenüber als ein selbständiger Organisationstypus betrachtet werden muss, und dass folglich die vier in der Familie Dibothriocephalidae zusammengestellten Subfamilien drei wohl charakterisierte systematische Einheiten repräsentieren, deren nähere Verwandtschaft gar nicht als selbstverständlich betrachtet werden kann.

Dies ist in noch höherem Grade mit den in der Fam. Ptychobothriidae zusammengestellten Subfamilien Ptychobothriinae und Amphicotylinae der Fall. Wie ich schon angeführt habe, hat sich zunächst das Hauptmerkmal dieser Familie, das Vorkommen von ungedeckelten Eiern, als nicht stichhaltig erwiesen, indem ich wenigstens bei *Ptychobothrium belones* und ein paar *Bothriocephalus*-Arten gedeckelte Eier gefunden habe; in allen anderen wesentlichen Punkten der Organisation weichen die Ptychobothriinen und die Amphicotylinen so stark von einander ab, dass von einer näheren Verwandtschaft dieser beiden Gruppen den übrigen Pseudophyllideen gegenüber sicherlich gar nicht die Rede sein kann.

Die Ptychobothriinen weichen durch die dorsal gelegenen Mündungen von Cirrus und Vagina sowie durch die Gestaltung der inneren weiblichen Genitalleitungswege, wo das Receptaculum seminis, wenn vorhanden, in Gestalt eines am inneren Ende der Vagina gelegenen Blindsackes ausgebildet ist und der unpaare Dottergang



Ptychobothrium belones (Duj.).
Textfig. 15. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

von der dorsalen Fläche aus dem Befruchtungsgang zustrebt, von allen übrigen Pseudophyllideen ab und sind somit unzweifelhaft als ein den drei oben unterschiedenen Organisationstypen gleichwertiger Typus zu betrachten.

Die Amphicotylinen zeigen, wie gesagt, keine mit den Ptychobothriinen gemeinsamen Merkmale, stimmen dagegen in ihrer Gesamtorganisation so gut mit den Triaenophorinen überein, dass es mir als beinahe fraglich erscheint, ob sie beide als selbständige, mit den Dibothriocephalinen (incl. den Ligulinen), Cyathocephalinen und Ptychobothriinen gleichwertige systematische Einheiten angesehen werden können. Wenn ich sie trotzdem hier als solche auseinanderhalte, so geschieht dies weniger auf Grund der Verschiedenheiten im Bau des Uterus und seiner Mündung sowie der Eier, als hauptsächlich wegen gewisser prinzipieller Unterschiede im Verlauf und Aussehen der inneren weiblichen Genitalleitungswege wie zum Teil auch in der Lage der Geschlechtsdrüsen, was meines Erachtens, wenigstens gegenwärtig, eine Trennung der Triaenophorinen und Amphicotylinen zur Genüge rechtfertigt. Es scheint mir jedoch nicht unmöglich, namentlich wenn neue oder anatomisch noch nicht untersuchte Formen dieser Gruppen mit berücksichtigt werden können, dass eine noch engere Verwandtschaft zwischen ihnen, als jetzt vorhanden zu sein scheint, konstatiert werden kann.

Wie verhalten sich nun die Lühe'schen Familien Caryophyllaeidae und Echinophallidae zu diesen eben unterschiedenen fünf Gruppen? Wie ich unten eingehender motivieren werde, ist die erste dieser Familien mit den Cyathocephalinen so nahe verwandt, dass sie unbedingt zu einer und derselben Gruppe gerechnet werden müssen. Was dagegen die Echinophalliden anbelangt, so unterscheiden sie sich schon in den drei oben angeführten Punkten ihrer Organisation so sehr von allen übrigen Pseudophyllideen, dass sie mit keiner der fünf übrigen Gruppen vereinigt werden können.

Was nun endlich die von Cooper (1917) aufgestellten Subfamilien Haplobothriinae und Marsipometrinae anbelangt, so will und

kann ich aus dem Grunde, dass ich die betreffenden Formen nicht kenne und die Beschreibungen allein, namentlich die der letzteren Unterfamilie, nicht genügend sichere Anhaltspunkte bieten, ein Urteil über die Berechtigung dieser Unterfamilien nicht fällen; soweit aus der vorliegenden Beschreibung beurteilt werden kann, scheint mir indessen die Subfam. Marsipometrinae, abgesehen davon, dass ein Receptaculum seminis sowie ein scharf abgesetzter Ductus seminalis vorhanden sein sollen, ganz einfach mit der LÜHE'schen Subfam. Amphicotylinae identisch und kann also in diesem Zusammenhange vorläufig unberücksichtigt bleiben. Dies gilt ebenfalls von der Subfam. Haplobothriinae, wenn auch aus ganz entgegengesetzten Gründen; die hiehergehörige Form, *Haplobothrium globuliforme* COOPER, weist nämlich in ihrer Organisation, besonders betreffs der Lage der Hodenbläschen und Dotterstocksfollikel (beide ausschliesslich in der Markschicht und zwar gänzlich innerhalb der Längsnervenstämme) sowie in der Ausbildung des Uterus und des Scolex so viele Eigentümlichkeiten auf, dass sie mit keinen anderen bis jetzt bekannten Pseudophyllideenformen in nähere Beziehung gesetzt werden kann, aus welchem Grunde die Verwandtschaftsverhältnisse dieser letzteren auch ohne Rücksichtnahme auf *Haplobothrium* ohne weiteres diskutiert werden können. Mir scheint es sogar sehr fraglich, ob diese Form überhaupt den Pseudophyllideen zuzuzählen ist, was aber in Anbetracht unserer noch mangelnden Kenntnis des anatomischen Baues vieler in dieser Hinsicht interessanter Formen, vor allem Tetraphyllideen und Tetrarhynchiden, noch nicht möglich ist zu diskutieren.

Von den ebenerwähnten COOPER'schen Unterfamilien abgesehen, können also unter den anatomisch untersuchten Pseudophyllideen sechs verschiedene Gruppen unterschieden werden, die ich, im Anschluss an das oben über die systematischen Prinzipien gesagte, als Familien bezeichnen möchte; diese sechs Pseudophyllideenfamilien wären dann folgendermassen zu benennen: **Cyathocephalidae** n. fam. (= Fam. Caryophyllaeidae LEUCKART + Subfam. Cyathocephalinae LÜHE), **Dibothriocephalidae** LÜHE e. p. (= Ligulinae MONTICELLI et CRETY + Dibothriocephalinae LÜHE), **Ptychobothriidae** LÜHE e. p. (= Ptychobothriinae LÜHE), **Triaenophoridae** n. fam. [= Triaenophorinae LÜHE 1902 (non LÜHE 1899)], **Amphicotylidae** n. fam. (= Amphicotylinae LÜHE) und **Echinophallidae** SCHUMACHER (n. nom. für Amphitretidae LÜHE bzw. Acanthophallidae LÜHE).

Eine Diskussion über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser sechs Pseudophyllideenfamilien ist zur Zeit recht wenig lohnend, da in manchen Hinsichten die hiefür nötigen Voraussetzungen noch nicht vorhanden sind. Wie ich oben p. 37 näher ausgeführt habe, weisen aber die Vertreter der Familien Cyathocephalidae, Dibothriocephalidae und zum Teil auch die Familien Ptychobothriidae und Triaenophoridae eine in vielen Hinsichten als relativ ursprünglich zu bezeichnende Organisation auf, während die Amphicotyliden und Echinophalliden als mehr spezialisierte Formen zu betrachten sind. Unter den vier ersten Familien habe ich ebenda die Cyathocephaliden und zwar die Vertreter der Unterfamilie Cyathocephalinae als die ursprünglichsten Pseudophyllideen bezeichnet und die Dibothriocephaliden kommen aus denselben Gründen in dieser Hinsicht den Cyathocephaliden recht nahe. Eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Familien anzunehmen, oder die Dibothriocephaliden von den Cyathocephaliden herzuleiten, scheint mir in Anbetracht der prinzipiell verschiedenen gegenseitigen Lage der drei Genitalpori und der inneren weiblichen Genitalleitungswege gegenwärtig nicht möglich. Es ist wohl richtiger anzunehmen, dass diese beiden Organisationstypen von irgend einem indifferenteren Typus herstammen, wo unter anderem alle drei Genitalausführungswege selbständige Mündungen besassen; der Frage nach der näheren oder entfernteren Verwandtschaft der beiden Familien kommen wir aber hiedurch um keinen Schritt näher.

Auch die Verwandtschaftsverhältnisse der Ptychobothriiden und Triaenophoriden sowohl zu einander als auch zu den Cyathocephaliden und den Dibothriocephaliden scheinen mir noch sehr dunkel; nur so viel könnte als sicher betrachtet werden, dass keine von ihnen weder von den Cyathocephaliden noch von den Dibothriocephaliden, wie sie uns jetzt bekannt sind, direkt hergeleitet werden können.

Ganz anders liegen die Verhältnisse betreffs der Amphicotyliden, die ja, wie schon hervorgehoben, in ihrer Organisation eine unbestreitbare Übereinstimmung mit den Triaenophoriden besitzen, die unzweifelhaft auf eine nahe Verwandtschaft dieser beiden Familien hindeutet; soviel ich aus den Verhältnissen der von mir untersuchten Formen schliessen kann, sind die Amphicotyliden als eine von den den ursprünglichen Triaenophoriden nahestehenden Formen aus in einer speziellen Richtung entwickelte Gruppe zu betrachten. Wie

ich weiter unten näher motivieren werde, scheint mir die innerhalb der Fam. Amphicotylidae zu beobachtende Entwicklungsrichtung allmählich in einem Organisationstypus resultieren zu müssen, der in allen wesentlichen Punkten mit demjenigen übereinstimmt, der für die Vertreter der bis jetzt zu den Cyclophyllideen gerechneten Familie Tetrabothriidae kennzeichnend ist. Diese Familie scheint mir folglich den Pseudophyllideen zuzuzählen und im System den Amphicotyliden als hochspezialisierte Formengruppe anzureihen.

Was endlich die Familie Echinophallidae betrifft, so scheinen mir die beiden Vertreter derselben, nach den Beschreibungen Schumacher's (1914) zu urteilen (selbst habe ich leider keine dieser interessanten Formen untersuchen können) trotz ihrer oben erwähnten auffallenden Eigentümlichkeiten, in näherer Beziehung zu den Amphicotyliden zu stehen. So ist wohl die submarginale Lage der Mündungen von Cirrus und Vagina ein auf Grund der permanenten Einrollung der Strobilaränder gegen die Ventralfläche hin entstandener sekundärer Zustand, der aus einer rein marginalen Lage dieser Mündungen herzuleiten ist. Die allgemeine Organisation der Genitalorgane erinnert auch sehr an die Verhältnisse bei den Amphicotyliden, in manchen Einzelheiten besonders an entsprechende Verhältnisse bei der Abothriinengattung *Parabothrium*. Mehr Gewicht als auf diese, vielleicht zum Teil nur oberflächlichen Ähnlichkeiten muss meiner Ansicht nach auf die völlige Übereinstimmung in bezug auf die inneren weiblichen Genitalleitungswege gelegt werden, die unzweifelhaft zusammen mit den übrigen Ähnlichkeiten eine feste Stütze für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Echinophalliden und den Amphicotyliden ausmacht.

Als Resultat dieser Diskussion über die Verwandtschaftsbeziehungen der Pseudophyllideen ergibt sich also erstens, dass die Lühe' sche Familieneinteilung als eine weniger glückliche betrachtet werden muss und zweitens, dass keine der von mir aufgestellten Familien Cyathocephalidae, Dibothriocephalidae und Ptychobothriidae, wie sie uns jetzt bekannt sind, in nähere Beziehung zu einander oder zu den übrigen Familien gestellt werden können. Die Familien Triaenophoridae, Amphicotylidae und Echinophallidae oder alle Pseudophyllideen mit marginalen (bzw. submarginalen) Genitalöffnungen, wozu wahrscheinlich auch die Fam. Tetrabothriidae zu rechnen ist, stehen dagegen unzweifelhaft in enger verwandtschaftlicher Be-

ziehung zu einander und bilden demzufolge zusammen eine natürliche Unterordnung der Ordnung Pseudophyllidea. Wenn ich hier von einer formellen Aufstellung dieser Unterordnung abstehe, so geschieht dies lediglich aus dem Grunde, dass ein sicher begründetes Durchführen einer solchen Einteilung für die ganze Ordnung aus oben angeführten Ursachen noch nicht möglich ist, und ein unzuverlässiges Provisorium meines Erachtens mehr schadet als nützt. Da noch manche Pseudophyllideen anatomisch nicht näher untersucht sind und auch die Zahl der zu findenden Formen mit den jetzt benannten sicherlich bei weitem nicht erschöpft ist, so ist wohl zu hoffen, dass künftige Untersuchungen neues Licht über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pseudophyllideenfamilien werfen werden. Bis dass unsere Auffassung sicherer begründet werden kann, scheint mir zweckmässig, bei einem Auseinanderhalten der verschiedenen Familien zu bleiben, ohne nach einem Aufstellen höherer systematischer Gruppen von zweifelhaftem Wert zu streben.

Nach dieser allgemeinen Übersicht über die Verwandtschaftsbeziehungen der Pseudophyllideen gehe ich zu einer eingehenderen Besprechung der einzelnen Familien über. Da ich aber hier auf eine Behandlung sämtlicher Pseudophyllideenfamilien verzichten muss, habe ich diejenigen ausgewählt, die mir am revisionsbedürftigsten schienen, nämlich die Familien Cyathocephalidae und Amphicotylidae, und im Anschluss an die letztere Familie will ich auch meine Auffassung der systematischen Stellung der Tetrabothriiden besprechen. Ich hoffe, auf eine eingehendere Darstellung der Familien Dibothriocephalidae, Ptychobothriidae und Triaenophoridae später zurückkommen zu können.

Familie Cyathocephalidae n. fam.

(=Fam. Caryophyllaeidae Leuckart + Subfam. Cyathocephalinae Lühe).

Pseudophyllideen mit anapolytischer und acraspeder Strobila. Geschlechtsöffnungen flächenständig, median, die desselben Genitalkomplexes stets auf derselben Fläche der Strobila; Mündung des Uterus zwischen denen des Cirrus und der Vagina, in innigster Beziehung zur letzteren. Germarium median gelegen, ausgesprochen

zweiflügelig mit lobierten Flügeln; das Gewebe der Seitenflügel viel kompakter als das der Querbrücke. Ootyp von gut ausgebildeten »Schalendrüsen» umgeben. Uterus gewunden, ohne lokale Erweiterung und mit echter Öffnung. Uterinaldrüsen gut ausgebildet. Eier dickschalig, gedeckelt. — Geschlechtsreif in Fischen (Ausnahme *Archigetes*).

I. Unterfamilie Cyathocephalinae Lühe.

Cyathocephaliden mit kräftig ausgebildeten Saugorganen am Vorderende, das dadurch als Scolex deutlich abgesetzt wird. Germarium und Geschlechtsausführungswege in der Mehrzahl vorhanden. Hodenbläschen in zwei seitlichen Feldern, zum grössten Teil ausserhalb der Längsnervenstämme. Vas deferens ohne Vesicula seminalis externa, dorsal bzw. innerwärts vom birnförmigen Cirrusbeutel gelegen und von Prostatadrüsen umgeben. Cirrusbeutelparenchym fast ganz oder verhältnismässig muskelfrei, Ductus ejaculatorius mit distinkter Wandung. Männliche Geschlechtsöffnung von den bzw. der weiblichen getrennt. Mündungen von Uterus und Vagina bzw. die des Atrium utero-vaginale mit Sphinctermuskeln versehen. Vagina mit gut ausgebildetem Receptaculum seminis und scharf abgesetztem Ductus seminalis, welche im Gegensatz zur eigentlichen Vagina, die hauptsächlich nach hinten verläuft, in transversaler Richtung gestreckt sind. Ausdehnung der inneren weiblichen Genitalleitungswege in der Transversalebene, hauptsächlich in dorsoventraler Richtung, die Lage derselben stets seitlich, rechts oder links, von der Mittellinie. Der Germiduct entspringt aus einer schrägen, papillenförmigen Erhebung des vorderen Randes der Querbrücke des Germariums mit einem kleinen aber gut ausgebildeten Schluckapparat, verläuft schräg lateralwärts nach innen und vereinigt sich mit dem schräg lateralwärts nach vorne verlaufenden Ductus seminalis zu dem verhältnismässig langen, in einem schwachen Bogen nach innen ziehenden Befruchtungsgang. Der unpaare Dottergang verläuft v o r der Querbrücke des Germariums und dem Receptaculum seminis lateralwärts nach innen, schwillt zu einem spindelförmigen Dotterreservoir an und mündet schräg von vorne in den Befruchtungsgang ein. Dotterstocksfollikel in der Rindenschicht, bis zur äussersten Spitze der Strobila. Eier verhältnismässig klein.

1. Gattung **Diplocotyle** Krabbe 1874.

Cyathocephalinen mit zwei vollständig von einander getrennten Bothrien. Strobila mit schwacher Längsmuskulatur. Zahl der Genitalkomplexe gross. Sämtliche Genitalöffnungen auf derselben Fläche (Ventralfläche) der Strobila. Hodenbläschen nicht zwischen die Flügel des Germariums eindringend. Cirrusbeutel rein dorsoventral gerichtet, Beutelparenchym fast muskelfrei. Cirrus mit distinkter Wandung. Ein Atrium utero-vaginale fehlt; Mündung der Vagina mit mässig entwickeltem Sphincter, ihr Lumen von diesem nach innen mehr oder weniger erweitert; Uterusmündung je nach dem Kontraktionszustand knapp vor der der Vagina oder zusammen mit dieser, aber mit eigenem, schwach ausgebildetem Sphincter versehen. Germarium mit schmaler Querbrücke ohne Lobuli; die Seitenflügel wenig in der Länge gestreckt, im allgemeinen die Höhe der weiblichen Genitalöffnungen nicht erreichend und die distalen Uteruswindungen nicht umfassend; Breite des Germariums etwa gleich der halben Breite der Strobila. Sämtliche Germarien einer und derselben Fläche der Strobila anliegend. Dotterstocksfollikel dorsal und ventral je ein medianes Feld von etwas mehr bzw. weniger als der halben Breite der Strobila freilassend. »Schalendrüsen« nicht besonders gross, etwa in gleichem Abstand von beiden Strobilaflächen gelegen. Distale Uteruswindungen sehr weit, ihre Breitenausdehnung etwa gleich der des Germariums; Uterus nur in beschränkter Ausdehnung von Uterinaldrüsen umlagert. Eier mit sehr grossem Deckel. — Geschlechtsreif im Darm von marinen Teleosteern. Entwicklung unbekannt.

Typische Art: *D. olrikii* Krabbe.

Weitere Art: *D. nylandica* (G. Schneider).

Anm.: Ebenso klar und deutlich wie sich die Cyathocephalinen-Gattungen umgrenzen lassen, ebenso schwierig ist, wenigstens gegenwärtig, die Charakteristik ihrer einzelnen Arten. Was speziell die Gattung *Diplocotyle* betrifft, so verfüge ich zwar über ein verhältnismässig reichliches Material; der Erhaltungszustand desselben lässt aber leider in den meisten Fällen viel zu wünschen übrig, was zusammen mit Verschiedenheiten in bezug auf Kontraktionszustand bei der Unterscheidung zwischen konstanten Merkmalen und zufälligen Variationen grosse Schwierigkeiten verursacht. Da nun ausserdem die Repräsentanten dieser Gattung hinsichtlich der inneren Organisation auffallend gleichartig gebaut zu sein scheinen, ist es mir bis jetzt

unmöglich gewesen, eine sichere Artbegrenzung auf Grund anatomischer Merkmale zu bewerkstelligen. Unter Berücksichtigung der unten näher erörterten Merkmale des Scolex und der Strobila im Verein mit Verschiedenheiten in bezug auf Wirtstiere und, wenn auch nicht so scharf ausgeprägt, Eiergrösse, scheinen mir bloss die zwei hier angeführten Spezies sicher unterschieden werden zu können. Nur durch ein sehr reichliches, gut und gleichartig konserviertes Material kann indessen endgültig entschieden werden, ob diese Artumgrenzung richtig ist oder ob vielleicht eine weitere Aufteilung vorgenommen werden muss.

Diplocotyle olrikii Krabbe.

(Textfig. 7, 16—22).

Syn.: *Diplocotyle olrikii* Krabbe 1874, v. Linstow 1878 a, Monticelli 1890, Lühe 1900 a, Zschokke 1903 b, Spengel 1905.
Bothrimonus olriki Monticelli 1892 a, Lühe 1899 a, G. Schneider 1902 b.

Anm.: Nach Monticelli (1890) ist aller Wahrscheinlichkeit nach die von Fabricius (1780) als *Taenia scorpii* aus *Salmo carpio* erwähnte Form mit *D. olrikii* identisch. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass wir in der fraglichen Form eine der in den Salmoniden schmarotzenden *Eubothrium*-Arten zu erblicken haben (vgl. unten p. 170); für die Nomenklatur ist die Frage allerdings ganz bedeutungslos.

Ausführlichere Beschreibung: Krabbe 1874 (gute Habitusfigur).

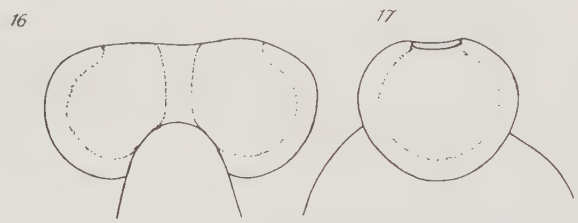
Material: Ausser einem 95 mm langen, im hinteren Teil geschrumpften und defekten Exemplar, das, dem alten Zettel nach zu urteilen (Diplocotyle Olrikii Krb. Salmo carpio Grönland Pfaff 6. 3. 1860) offenbar zum Originalmaterial gehört, liegen zahlreiche in Alkohol konservierte Exemplare aus *Salmo alpinus*, Island (K. M.), die sowohl mit dem oben erwähnten Exemplar als auch mit der Originalbeschreibung genau übereinstimmen, der folgenden Beschreibung zu Grunde.

Die grössten mir vorliegenden Strobilen besitzen eine Länge von bis 110 mm (nach Krabbe bis 130 mm) bei einer grössten Breite, im vorderen Teil der Strobila, von 3 mm, aber auch Exemplare von kaum 20 mm Länge und 1 mm Breite sind mit von Eiern stark gefüllten Uteri versehen. Die beiden Flächen der Strobila sind meistens längs der Mittellinie mehr oder weniger vorgewölbt, was oft, besonders an

der Dorsalfläche, durch zwei Längsfurchen markiert wird. Das Hinterende der Strobila ist abgerundet.

Die Länge des Scolex beträgt bei den grössten Exemplaren 0,80 mm bei einer Breite von 0,90—1,15 mm und einem dorsoventralen Durchmesser von 1,55 mm. Die Öffnungen der Bothrien sind in der Regel gerade nach vorne gerichtet.

Die grösste von mir beobachtete Zahl der Genitalkomplexe beträgt 190 (nach KRABBE bis 200); bei kleineren Exemplaren ist die Zahl natürlich viel geringer. Die Hodenbläschen sind rundlich, etwa 0,07—0,11 mm im Durchmesser. Der Längsdurchmesser des Cirrusbeutels schwankt zwischen 0,18 und 0,23 mm. Der Cirrus kann bis zu einer Länge von 0,21 mm ausgestülpt werden und ist dann an der Basis kugelförmig aufgetrieben; diese Auftreibung beträgt etwa 0,16 mm im Durchmesser und ihre Cuticula ist mit widerhäkchenähnlichen Papillen ausgestattet.

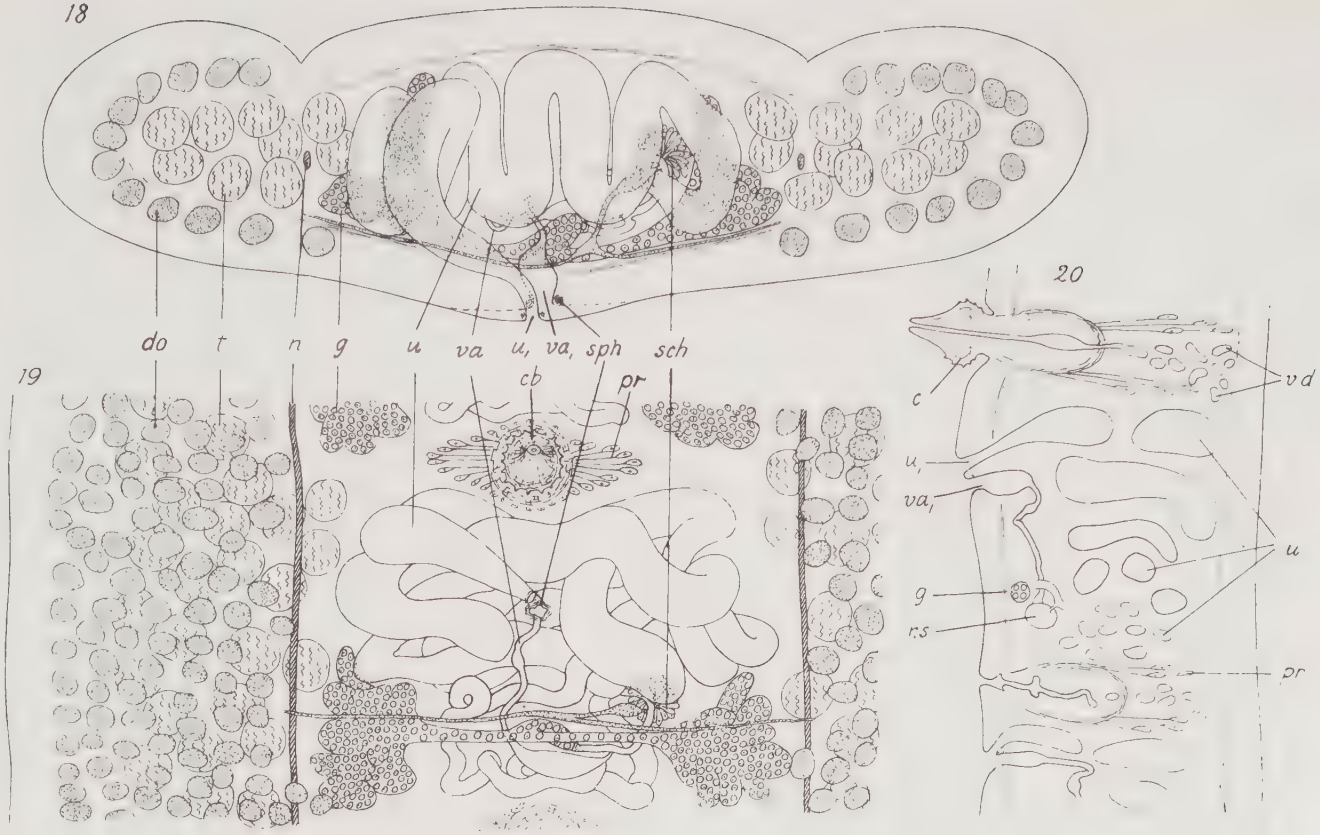


Diplocotyle olrikii KRABBE.

Textfig. 16 und 17. Scolex in Seiten- bzw. Flächenansicht. Etwa 24 .

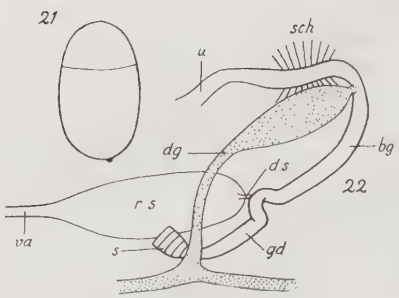
Die Erweiterung des Vaginallumens nach innen vom Sphincter ist im allgemeinen gut ausgeprägt und entspricht wohl der kugelförmigen Auftreibung des basalen Teiles des Cirrus. Die Breitenausdehnung der distalen Uteruswindungen scheint immer geringer als die des Germariums zu sein. Die Grösse der Eier beträgt im Mittel 0,040×0,026 mm (extrem 0,035—0,044×0,022—0,029 mm), nach KRABBE aber nur 0,033 mm.

Im Darm von *Salmo alpinus* L. (Grönland, Godhavn 1860, OLRIK und PFAFF leg.; Island, Øfjord 1889, STEINCKE leg.; Hornefjord 20. VI. 1901, HÖRRING leg.). — Ausserdem liegen mir aus dem Darm und den Appendices pyloricae von *Artediellus uncinatus* (REINHARDT) [Grönland, Mackenzie Bay 13. VIII. 1900, ODHNER leg. (U. M.)] etwa 20 *Diplocotyle*-Exemplare vor, welche in allen wesentlichen Punkten mit gleichgrossen Exemplaren von *D. olrikii* überein-



Diplocotyle olrikii KRABBE.

Textfig. 18. Genitalkomplex im optischen Querschnitt (von den männlichen Geschlechtsorganen sind der Deutlichkeit wegen nur die Hodenbläschen eingezeichnet). Textfig. 19. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 20. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Alle Figuren etwa 70 .



Diplocotyle olrikii Krabbe.

Textfig. 21. Ei. Etwa 450×. Textfig. 22. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

stimmen. Die Länge der betreffenden Exemplare beträgt nur 12—25 mm bei einer grössten Breite von 1,5—1,8 mm. Der Scolex ist 0,56—0,69 mm lang bei einer Breite von 0,62—0,66 mm und einem dorsoventralen Durchmesser von 0,79—1,02 mm. Das Hinterende ist breit abgerundet und die Länge der Eier schwankt zwischen 0,033 und 0,044 mm. Auch im Bau der Geschlechtsorgane habe ich keine wesentlicheren Unterschiede auffinden können, nur scheinen die Uterinaldrüsen mächtiger ausgebildet zu sein, was sicherlich nur der besseren Konservierung zuzuschreiben ist. Soweit ich jetzt sehen kann, handelt es sich also nur um (auf Grund eines ungeeigneten Wirtstieres?) verkümmerte Exemplare von *D. olrikii*.

Diplocotyle nylandica (G. Schneider).

(Textfig. 23—24).

Syn.: *Bothrimonus nylandicus* G. Schneider 1902 b, c, 1903, Levander 1909, Cooper 1917.

Diplocotyle cohaerens v. Linstow 1903 b.

?*Bothrimonus intermedius* Cooper 1917.

Anm.: Da die von v. Linstow veröffentlichte Beschreibung seiner *Diplocotyle cohaerens*, mit Ausnahme der zweifelhaften Angabe, die Eier seien ungedeckelt, nichts enthält, was gegen eine Identifizierung mit Schneider's *B. nylandicus* spricht, und beide Formen demselben Wirtstier (*Pleuronectes flesus*) entstammen, glaube ich mich dazu berechtigt, *D. cohaerens*, als Synonym zu *D. nylandica*, einzuziehen, obwohl ich keine Gelegenheit gehabt habe, das v. Linstow'sche Material selbst zu untersuchen. Dass ich die Linstow'sche Angabe, dass »neben der gewöhnlichen Fortpflanzung eine Theilung durch die Längsachse» vorkomme, aufs kräftigste bezweifle, bedarf wohl keiner näheren Motivierung.

Ob auch die neuerdings von Cooper beschriebene Art *Bothrimonus intermedius* mit *Diplocotyle nylandica* identisch ist oder eine sehr nahe verwandte amerikanische Parallelart darstellt, ist nach der summarischen Erwähnung nicht möglich zu entscheiden, obwohl die beigefügten Abbildungen für die erstere Annahme zu sprechen scheinen. Aus seiner Fig. 21 geht allerdings mit aller wünschenswerten Deutlichkeit hervor, dass es sich um

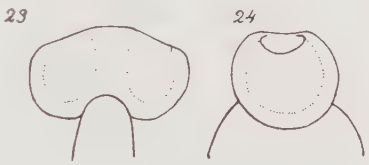
eine *Diplocotyle*- und keine *Bothrimonus*-Art handelt. Die angeblichen Differenzen im Bau des Nervensystemes sind sicherlich auf eine weniger glückliche Darstellung des betreffenden Organsystemes in der Beschreibung SCHNEIDER's zurückzuführen; das mir vorliegende Material zeigt nämlich in diesem Punkte mit *B. intermedius* völlige Übereinstimmung, soweit dies aus der kurzen Beschreibung beurteilt werden kann. Leider fehlt für *B. intermedius* die Wirtsangabe, die für die vorliegende Frage von grosser Bedeutung gewesen wäre.

Ausführlichere Beschreibung: G. SCHNEIDER 1902 b.

Material: Ausser einem in Balsam eingeschlossenen Totalpräparat des Originalmateriales (H. M.) liegt mir ein reiches Material aus *Pleuronectes limanda* und *Pl. platessa* vor (K. M.), das ich mit der von SCHNEIDER in *Pl. flesus* gefundenen Art identifiziert habe. Leider bin ich nicht in der Lage gewesen, Schnittpräparate des Originalmateriales untersuchen zu können, halte jedoch die Identifizierung für ausser Zweifel stehend.

Die Länge der mir vorliegenden, gut gestreckten Strobilen schwankt zwischen 10 und 60 mm bei einer grössten Breite von etwa 1 mm, beträgt jedoch im allgemeinen 30—50 mm. Die dorsale und ventrale Vorwölbung der Strobilaflächen sowie die Längsfurchen sind im allgemeinen nicht so scharf ausgeprägt wie bei *D. olrikii*. Das Hinterende der Strobila ist zugespitzt.

Die Länge des Scolex beträgt bei den grössten Exemplaren 0,50—0,63 mm bei einer Breite von 0,57—0,63 mm und einem dorsoventralen Durchmesser von nur 0,85—0,87 mm. Die Öffnungen der Bothrien sind meistens schräg nach vorne gerichtet.



Diplocotyle nylandica (G. SCHNEIDER). Textfig. 23 und 24. Scolex in Seiten- bzw. Flächenansicht. Etwa 24×.

Die grösste Zahl der Genitalkomplexe beträgt 150—160. Im übrigen bestehen betreffs der inneren Organisation zwischen dieser und der vorhergehenden Art nur geringfügige Unterschiede. In bezug auf die Hodenbläschen ist jedoch zu bemerken, dass sie bei *D. nylandica* frühzeitig einer Degeneration bis völligen Rückbildung anheimzufallen scheinen; während bei sämtlichen von mir untersuchten Exemplaren von *D. olrikii* die Hodenbläschen gut ausgebildet waren, habe ich bei *D. nylandica* entweder nur einzelne, stark zusammengeschrumpfte

oder gar keine Hodenbläschen finden können, ein Umstand, der wohl kaum ausschliesslich auf den wenig guten Erhaltungszustand des Materiales zurückgeführt werden kann. Der Längsdurchmesser des Cirrusbeutels beträgt 0,18—0,21 mm; einen ausgestülpten Cirrus habe ich bei dieser Art nicht beobachtet.

Die Erweiterung des Vaginallumens nach innen vom Sphincter ist im allgemeinen wenig ausgeprägt. Die Breitenausdehnung der distalen Uteruswindungen übertrifft oft die des Germariums. Die Grösse der Eier beträgt im Mittel $0{,}042 \times 0{,}026$ mm (extrem 0,038—$0{,}046 \times 0{,}024$—0,028 mm).

Im Darm von *Pleuronectes flesus* L. (F i n n l a n d, Finnischer Meerbusen 27. VI. 1900, G. Schneider leg.; R u s s l a n d, Murmanküste), *Pl. limanda* L. (I s l a n d, Bernfjord 10. XII. 1901, Hörring leg.; Snertastadir 26. IX. 1903, Otterström leg.), *Pl. platessa* L. (I s l a n d, Adalvik 3. VI. 1892, Lundbeck leg.). — Hieher gehören ferner drei Exemplare, die während der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908 frei in der Dredge gefunden wurden [S p i t z b e r g e n, Eisfjord, Ymer Bay 21. VII., 2—3 m, + 5,6°. Kies und Stein mit Laminarien und etwas Fucus (ein wenig Schlamm), v. Hofsten und Bock leg.].

Endlich liegen mir aus *Cottus scorpius* L. [I s l a n d, Seyðisfjord 23. V. 1903 (K. M.)] drei Exemplare einer *Diplocotyle*-Form vor, die im grossen und ganzen mit *D. nylandica* übereinstimmen, jedoch mit etwas grösseren Eiern ($0{,}044$—$0{,}048 \times 0{,}026$—0,028 mm) versehen sind, ein Merkmal, das auf Grund der grossen Variabilität der Eiergrösse bei den *Diplocotyle*-Arten die Aufstellung einer selbständigen Art nicht rechtfertigen kann, auch wenn das Wirtstier ebenfalls gegen eine Identifizierung mit *D. nylandica* zu sprechen scheint. Ich muss es also gegenwärtig unentschieden lassen, ob es sich um *D. nylandica* (was mir wahrscheinlicher scheint) oder eine selbständige, nahe verwandte Art handelt.

Der von v. Linstow (1901) als *Diplocotyle serrata* beschriebene Cestode aus *Strepsiceros kudu* Gray hat, wie schon G. Schneider (1902 b) vermutete, sicherlich nichts mit der Gattung *Diplocotyle* zu tun, ebensowenig wie mit den Pseudophyllideen überhaupt. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Vertreter der Cyclophyllideen-Familie Anoplocephalidae.

2. Gattung **Didymobothrium** n. g.

Ausser den jetzt behandelten Arten ist noch eine Form der Gattung *Diplocotyle* (bzw. *Bothrimonus*) zugezählt, nämlich *D. rudolphii* Monticelli (1890) [syn. *Cyathocephalus catinatus* Riggenbach (1898)] aus *Solea vulgaris* und *S. impar*. Leider lässt der Erhaltungszustand eines mir von Prof. F. S. Monticelli gütigst übersandten Exemplares dieser Art keine näheren Aufschlüsse über die Organisation derselben zu, aus welchem Grunde ich die Art hier nicht eingehender besprechen kann. Soviel ist mir jedoch klar, dass die fragliche Art in keine der früheren Cyathocephalinen-Gattungen eingereiht werden kann. Von der Gattung *Diplocotyle*, mit welcher sie übrigens die meisten Übereinstimmungen zeigt, unterscheidet sich nämlich die Monticelli'sche Art unter anderem darin, dass die Lumina der Bothrien zum Teil mit einander verschmolzen sind, dass die Genitalöffnungen unregelmässig alternierend auf beiden Strobilaflächen zu finden sind, dass das Cirrusbeutelparenchym, etwa wie bei *Cyathocephalus truncatus*, von Muskelfasern reichlich durchsetzt wird und endlich, dass ein, wenn auch sehr kleines, Atrium utero-vaginale mit eigenem Sphincter vorhanden ist. Für »*Diplocotyle*» *rudolphii* ist es also unzweifelhaft nötig, eine eigene neue Cyathocephalinen-Gattung zu creieren, welche ich mit dem obigen Namen belegen möchte; auf eine definitive Diagnose dieser neuen Gattung sowie auf eine eingehendere Beschreibung muss ich aber aus den obenerwähnten Gründen in diesem Zusammenhange verzichten.

3. Gattung **Bothrimonus** Duvernoy 1842.

Cyathocephalinen mit zu einem scheitelständigen Saugorgan verwachsenen Bothrien, das durch eine in seinem Grunde befindliche Scheidewand unvollständig geteilt wird. Strobila mit schwacher Längsmuskulatur. Zahl der Genitalkomplexe gross. Genitalöffnungen, unregelmässig abwechselnd, auf beiden Flächen der Strobila. Hodenbläschen zwischen die Flügel des Germariums eindringend. Cirrusbeutel senkrecht gegen die Strobilafläche gerichtet, Beutelparenchym nur im Cirrusteil mit stärker ausgebildeter Muskulatur. Cirrus ohne distinkte Wandung. Ein Atrium utero-vaginale vorhanden, aber nicht besonders weit und tief, mit stark entwickeltem Sphincter. Germarium mit verhältnismässig breiter Querbrücke ohne Lobuli; die Seitenflügel verhältnismässig stark in der Länge gestreckt,

im allgemeinen die Höhe der weiblichen Geschlechtsöffnung überragend und die distalen Uteruswindungen zum Teil umfassend; Breite des Germariums im allgemeinen kleiner als die halbe Breite der Strobila. Germarium unregelmässig abwechselnd, bald der einen, bald der anderen Fläche der Strobila anliegend, und zwar ohne Beziehung zur Lage der Genitalöffnungen. Dotterstocksfollikel auf beiden Strobilaflächen je ein medianes Feld von kaum einem Viertel der Strobilabreite freilassend. »Schalendrüsen« sehr gross, der dem Germarium gegenüberliegenden Strobilafläche stark genähert. Distale Uteruswindungen nicht besonders weit, ihre Breitenausdehnung etwa gleich einem Viertel der Strobilabreite; Uterus zum grossen Teil von gut ausgebildeten Uterinaldrüsen umlagert. Eier mit verhältnismässig grossem Deckel. — Geschlechtsreif im Darm von Chondroganoiden. Entwicklung unbekannt.

Typische Art: *B. sturionis* Duvernoy.

Weitere Art: *B. fallax* Lühe.

Anm.: Da mir von den *Bothrimonus*-Arten nur *B. fallax* vorlag, ist die obenstehende Diagnose der Gattung hauptsächlich nach den Organisationsverhältnissen dieser Art ausgearbeitet; in Anbetracht der sicherlich sehr grossen Übereinstimmung der beiden Arten (vgl. unten) scheint mir dieses Verfahren, wenigstens als Provisorium, völlig berechtigt.

Bothrimonus sturionis Duvernoy.

Syn.: *Bothrimonus sturionis* Duvernoy 1842, Creplin 1842, 1851, v. Siebold 1843, E. Blanchard 1849, Diesing 1850-51, Carruccio 1879, Monticelli 1892 a, Lühe 1899 a, 1900 a, G. Schneider 1902 b, v. Linstow 1904, Cooper 1917.

Disymphytobothrium paradoxum Diesing 1854, 1863, v. Linstow 1878 a.

Anm.: Obige Zusammenstellung ist unter der Voraussetzung gemacht, dass *B. fallax* Lühe als selbständige Art aufzufassen ist.

Diese interessante Art, die seit dem ersten Fund vor 80 Jahren nicht wiedergefunden worden zu sein scheint, habe ich leider keine Gelegenheit gehabt, selbst zu untersuchen. Da die Originalbeschreibung sowie die dazu gehörenden Abbildungen nur äussere Merkmale berücksichtigen, ist daraus ein Feststellen der spezifischen Merkmale dieser Art unmöglich. Es scheint jedoch, als ob die Schei-

dewand am Grunde des unpaaren Saugorganes verhältnismässig stark ausgebildet und von aussen gut sichtbar wäre.

Im Darm von *Acipenser sturio* L. (Nordamerika, Ohio-Fluss).

Bothrimonus fallax Lühe.

(Textfig. 8, 25—31).

Syn.: *Bothriocephalus punctatus* Volz 1899.
Bothrimonus fallax Lühe 1900 a, b, 1902 b, G. Schneider 1902 b, v. Linstow 1904 a.
Bothrimonus pachycephalus v. Linstow 1904.
?*Bothrimonus caspicus* Cholodkowsky 1915 a.

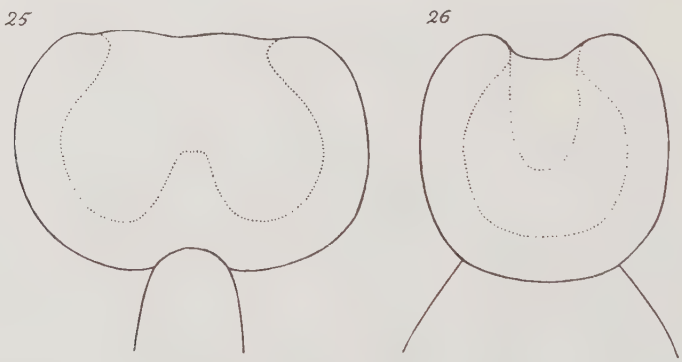
Anm.: Der von v. Linstow beschriebene *Bothrimonus pachycephalus* scheint mir sicher mit *B. fallax* Lühe identisch zu sein, trotz der angeblichen Differenzen in der Anordnung der Exkretionsstämme, die bei *B. pachycephalus*, nach v. Linstow, als 14, in der Rindenschicht gelegene Längskanäle ausgebildet sein sollen. Die mir aus demselben Wirte, *Acipenser stellatus* (der Fundort von *B. pachycephalus* ist leider nicht angegeben), vorliegenden jüngeren *Bothrimonus*-Exemplare stimmen nämlich im übrigen mit der Linstow'schen Beschreibung recht gut überein, nur in bezug auf die Exkretionskanäle sind sie ganz abweichend, indem diese bei meinen Exemplaren genau so verlaufen wie es Lühe für *B. fallax* beschreibt. Da ausserdem keine der von mir untersuchten Cyathocephalinen auch nur die Andeutung einer derartigen Anordnung der Exkretionskanäle aufweist, wie sie v. Linstow bei *B. pachycephalus* beschreibt, ist die fragliche Angabe bei v. Linstow zweifellos auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen. Hiemit ist aber auch das einzige (wenigstens bis jetzt zu konstatierende) Unterscheidungsmerkmal der beiden Arten aus der Welt geschafft und *B. pachycephalus* ist folglich in der Synonymenliste von *B. fallax* unterzubringen.

Es scheint mir ferner sehr wahrscheinlich, dass ein neuerdings von Cholodkowsky (1915 a) beschriebener *B. caspicus* aus *Acipenser güldenstädti*, Kaspischer See, mit der mir aus demselben Gebiete vorliegenden Art und somit auch mit Lühe's *B. fallax* (vgl. unten) identisch sein kann. Da ich aber *B. caspicus* nur nach der Erwähnung im »Zoological Record» für das Jahr 1916 kenne (die russische Arbeit ist in den öffentlichen schwedischen Bibliotheken noch nicht zu haben), kann ich diese meine Vermutung nur auf die Übereinstimmung in bezug auf das Verbreitungsgebiet stützen; das Fehlen einer Speziesbeschreibung nebst Abbildungen von *B. fallax* scheint ebenfalls eine Neubenennung der Art recht verständlich zu machen.

Material: Es liegt mir ein verhältnismässig reichliches, aus *Acipenser stellatus* des Kaspischen Sees stammendes Material einer *Bothrimonus*-Art vor (U. M.), die ich mit Lühe's *B. fallax* identifiziert habe, wozu aber bemerkt werden muss, dass die Rich-

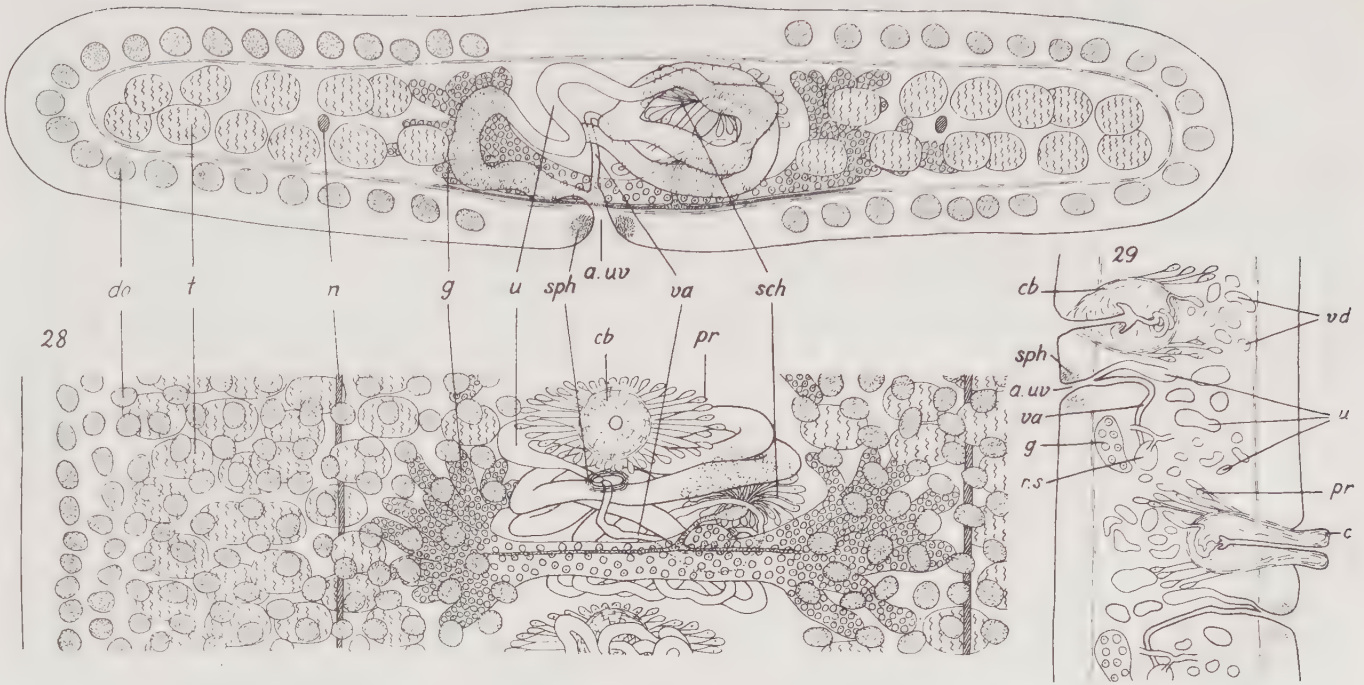
tigkeit dieser Bestimmung nicht als absolut sicher zu betrachten ist. Wie schon bemerkt, hat nämlich LÜHE weder eine detailliertere Speziesbeschreibung, noch Abbildungen dieser Art veröffentlicht (die versprochene genauere Beschreibung ist, soviel ich sehen kann, nie erschienen), sondern hat sich mit einer allgemein gehaltenen Charakteristik derselben begnügt, aus welcher zwar die für die Gattung bzw. Unterfamilie kennzeichnenden Merkmale herauszulesen sind, die aber keine Anhaltspunkte für eine Artbestimmung bietet. Trotz Bemühungen ist es mir nicht gelungen, Präparate des Originalmateriales zum Vergleich zu erhalten. Dass ich trotzdem die mir vorliegende Form hier unter dem Namen *B. fallax* LÜHE beschreibe, stütze ich mit der Behauptung, dass die *Acipenser*-Arten in den Stromgebieten des Schwarzen Meeres und Kaspisees wohl nur eine *Bothrimonus*-Art beherbergen. Ausserdem wird wohl weniger Unheil damit gemacht, eine neue Art unter einem schon vorhandenen Namen zu beschreiben, als einen neuen Namen für eine schon bekannte Art vorzuschlagen und so die Zahl der Synonyme unnötig zu vermehren.

Ich finde es ferner sehr wahrscheinlich, wie es auch LÜHE ohne weiteres angenommen zu haben scheint, dass die Formen aus den obengenannten Stromgebieten von der in Nordamerika gefundenen Art spezifisch verschieden sind (oder dass sie, wenigstens bis auf weiteres, so angesehen werden können), auch wenn die geographische Verbreitung der Wirtstiere die entgegengesetzte Möglichkeit nicht völlig ausschliesst.



Bothrimonus fallax LÜHE.

Textfig. 25 und 26. Scolex in Seiten- bzw. Flächenansicht. Etwa 24×.

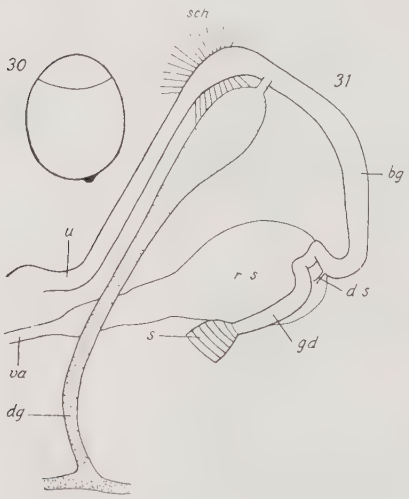


Bothrimonus fallax LÜHE.

Textfig. 27. Genitalkomplex im optischen Querschnitt (von den männlichen Geschlechtsorganen sind der Deutlichkeit wegen nur die Hodenbläschen eingezeichnet). Textfig. 28. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 29. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Alle Figuren etwa 55 .

Die Strobilalänge der mir vorliegenden Exemplare schwankt zwischen 20 und 170 mm bei einer Breite von 1,5—4,5 mm. Die ganze Strobila ist stark abgeflacht, bandförmig, ohne, oder mit nur unbedeutend verdickter, allerdings nicht durch Längsfurchen markierter Medianpartie; das Hinterende ist breit abgerundet.

Die Länge des Scolex beträgt bei den grösseren Exemplaren etwa 1,5 mm bei einer Breite von 1,4—1,5 mm und einem dorsoventralen Durchmesser von 2—2,25 mm. Die Form der Öffnung des Saugorganes ist natürlich je nach den verschiedenen Kontraktionszuständen wechselnd, bald langgestreckt, bald annähernd kreisrund, doch scheint, im Gegensatz zum Verhältnis bei *B. sturionis*, die Scheidewand am Grunde des Saugorganes von aussen meistens nicht sichtbar zu sein, was vielleicht, wie schon Lühe bemerkt hat, darauf hinweist, »dass bei der nordamerikanischen Art die Verschmelzung der beiden typischen Bothriocephaliden-Sauggruben noch nicht ganz so weit gediehen ist wie bei *Bothrimonus fallax*.«



Bothrimonus fallax Lühe.
Textfig. 30. Ei. Etwa 450×. Textfig. 31. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Die Zahl der Genitalkomplexe ist sehr gross; bei den grösseren Exemplaren schätze ich die Zahl derselben auf wenigstens 400—500. Die Hodenbläschen sind rundlich oder queroval, im Durchmesser etwa 0,10—0,19 mm betragend. Der Längsdurchmesser des Cirrusbeutels beträgt 0,23—0,30 mm. Einen Cirrus in ganz ausgestülptem Zustande habe ich bei dieser Art nicht beobachtet, es scheint aber, als ob er ähnlich wie bei *Diplocotyle olrikii* mit einer basalen Auftreibung versehen sein müsste, auch wenn diese hier nicht so scharf ausgeprägt ist und ihre Cuticularpapillen ein wenig kleiner sind. Die Grösse der Eier beträgt im Mittel 0,037×0,029 mm (extrem 0,035—0,041 ×0,027—0,031 mm).

Die Exemplare Lühe's stammen aus dem Darme von *Acipenser ruthenus* L. (Rumänien, Jaquet leg.), die meinigen aus *A. stel-*

latus (Russland, Astrachan 11. und 13. IV. 1899; Transkaspien, Kulali 22. IV.,—V. 1899, Lönnberg leg.). Falls *B. caspicus* hieher gehört, ist den Wirtstieren auch *A. güldenstädti* hinzuzufügen.

4. Gattung **Cyathocephalus** Kessler 1868.

Cyathocephalinen mit einem scheitelständigen, trichterförmigen Saugorgan ohne jede Spur einer Querfalte am Grunde oder sonstiger Duplizität. Strobila mit gut ausgebildeter Längsmuskulatur. Zahl der Genitalkomplexe klein. Genitalöffnungen, unregelmässig abwechselnd, auf beiden Flächen der Strobila. Hodenbläschen zwischen die Flügel des Germariums eindringend. Cirrusbeutel mehr oder weniger schräg nach hinten gerichtet, Beutelparenchym mit verhältnismässig stark ausgebildeter Muskulatur. Cirrus ohne distinkte Wandung. Ein Atrium utero-vaginale vorhanden, weit und verhältnismässig tief, mit stark entwickeltem Sphincter. Germarium mit breiter Querbrücke, am hinteren Rande mit Lobuli; die Seitenflügel stark in der Länge gestreckt, im allgemeinen die Höhe der männlichen Geschlechtsöffnung erreichend und die distalen Uteruswindungen umfassend; Breite des Germariums im allgemeinen grösser als die halbe Breite der Strobila. Germarien unregelmässig abwechselnd, bald der einen, bald der anderen Fläche der Strobila anliegend, und zwar ohne Beziehung zur Lage der Genitalöffnungen. Dotterstocksfollikel in mantelförmiger Anordnung um die ganze Strobila herum, nur ein kleines Feld rings um die Genitalöffnungen jedes Genitalkomplexes freilassend. »Schalendrüsen» nicht besonders gross, etwa in gleichem Abstand von beiden Strobilaflächen gelegen. Distale Uteruswindungen nicht besonders weit, ihre Breitenausdehnung etwa gleich einem Drittel der Strobilabreite; Uterus zum grössten Teil von gut ausgebildeten Uterinaldrüsen umlagert. Eier mit verhältnismässig grossem Deckel. — Geschlechtsreif im Darm von Süsswasserteleosteern. Das Procercoidstadium in Amphipoden (*Gammarus*).

Typische und bis jetzt einzige sichere Art: *C. truncatus* (Pallas).

Cyathocephalus truncatus (Pallas).
(Textfig. 9, 32—37).

Syn.: *Taenia truncata* Pallas 1781, Batsch 1786, Rudolphi 1793.
Gen. dub. Esocis lucii Rudolphi 1810, 1819, Gurlt 1845, Diesing 1850-51.
Caryophyllaeus tuba (v. Siebold) Baird 1853.

Cyathocephalus truncatus Kessler 1868, Grimm 1871 a, b, v. Linstow 1878 a, 1889, 1903 b, Zschokke 1884, 1890, 1891, 1896, 1903 a, Lönnberg 1889 a, 1892 b, Kraemer 1891, 1892, Braun 1892, Olsson 1893, ?Linton 1898, Riggenbach 1898, 1899 a, b, Lühe 1899 a, 1900 a, b, 1910, Nufer 1905, Wolf 1906, Hofer 1906, Zschokke und Heitz 1914, Cooper 1914, 1917.

Acrobothrium typicum Olsson 1872, v. Linstow 1878 a, 1889, Hofer 1906.

Cyatocephalus truncatus Monticelli 1892 a, b.

Cyathocephalus truncata Southwell 1913.

?*Cyathocephalus americanus* Cooper 1917.

Anm.: Nach dem mir vorliegenden Materiale zu urteilen (vgl. unten) kann, wenigstens gegenwärtig, nur eine europäische *Cyathocephalus*-Art angenommen werden, und mit dieser scheint auch die neuerdings von Cooper (1917) aufgestellte Art *C. americanus* identisch zu sein; nach Cooper's kurzer Besprechung zu urteilen, bezeichnen nämlich die für die amerikanischen Exemplare als charakteristisch angegebenen Merkmale mit einer Ausnahme nur Unterschiede von der unten näher zu besprechenden Kraemer'schen Beschreibung von *C. truncatus*, nicht aber von der Art selbst. Die Ausnahme bezieht sich darauf, dass Cooper für *C. americanus* nicht nur das Vorkommen eines Sphincters um die männliche, sondern auch um die weibliche Geschlechtsöffnung herum verneint. Da ich bei allen von mir untersuchten Cyathocephalinen Sphinctermuskeln um die Mündungen von Uterus und Vagina bzw. Atrium utero-vaginale herum gefunden habe, und zwar bei *Cyathocephalus* im Vergleich mit den übrigen eher stärker als schwächer ausgebildet, so scheint mir diese Angabe recht fraglich, jedenfalls kaum genügend beweiskräftig, um darauf allein die Selbständigkeit einer besonderen Art zu begründen, und dies um so weniger, als die von Linton gegebenen Masse der Eiergrösse für amerikanische Exemplare genau mit denjenigen von *C. truncatus* übereinstimmen. Es muss späteren Untersuchungen überlassen werden zu konstatieren, ob ein Unterschied im erwähnten Punkte wirklich vorliegt und ob vielleicht andere Merkmale das Auseinanderhalten zweier (oder mehrerer) *Cyathocephalus*-Arten rechtfertigen können; bis auf weiteres muss aber meiner Ansicht nach *C. americanus* als wahrscheinlich mit *C. truncatus* identisch betrachtet werden.

Material: Auch das mir zu Gebote stehende *Cyathocephalus*-Material besteht, mit einer Ausnahme, aus altem Sammlungsmaterial (U. M.), das beim ersten Blick wenig einheitlich schien; soviel ich sehen kann, sind aber die vorhandenen Verschiedenheiten nur auf verschiedenartige Kontraktions- und Erhaltungszustände, zum Teil wohl auch auf kleinere individuelle Variationen zurückzuführen, die zu einer Änderung des alten Artbegriffes keine Veranlassung geben können.

Die Länge der mir vorliegenden Exemplare schwankt zwischen 9 und 33 mm (nach anderen Autoren 6—40 oder sogar bis 52 mm) bei einer Breite von 1—3 mm (kann nach anderen Angaben bis 4 mm steigen). Der dorsoventrale Durchmesser der Strobila ist in der Regel verhältnismässig gross, eine abgesetzte, stärker vorgewölbte Medianpartie ist jedoch nicht vorhanden; das Hinterende ist meistens breit abgerundet.

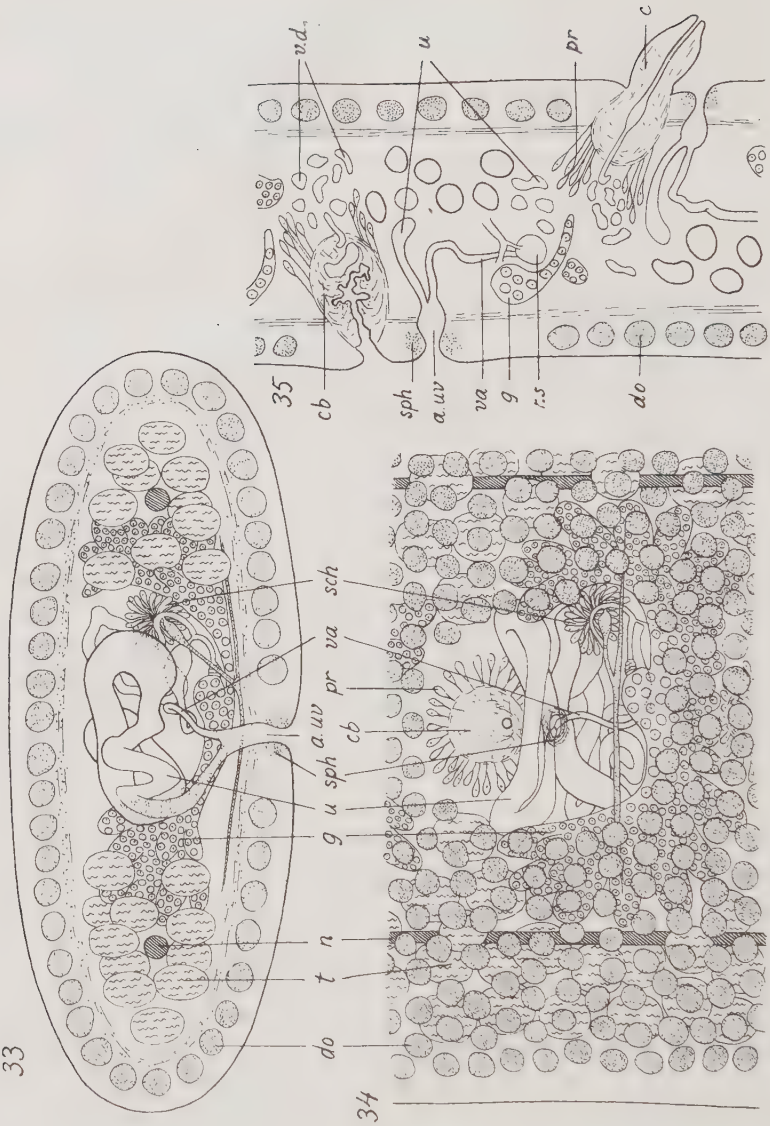
Die Länge des Scolex beträgt etwa 0,5—1,2 mm bei einem Durchmesser von etwa 0,7—1,4 mm; seine Form ist meistens die eines Trichters; bisweilen trifft man aber auch Exemplare, wo der Boden des Saugorganes mehr oder weniger vorgestülpt ist, wie z. B. bei dem in Textfig. 32 abgebildeten, das doch sicherlich nicht die Extreme in dieser Hinsicht repräsentiert.

32

Cyathocephalus truncatus (Pallas).
Textfig. 32. Vorgestülpter Scolex. Etwa 24 .

Die Zahl der Genitalkomplexe beträgt an meinem Materiale 20—45, nach in der Literatur vorhandenen Angaben kann sie aber zwischen 6 und 60 schwanken. Die Hodenbläschen sind für gewöhnlich rund; seltener (bei stark kontrahierten Exemplaren) breitoval, mit einem Durchmesser von etwa 0,09—0,16 mm. Bezüglich der Hodenbläschen habe ich an mehreren Exemplaren dieselbe Beobachtung wie bei *Diplocotyle nylandica* gemacht, nämlich dass sie mehr oder weniger rückgebildet und zum Teil völlig verschwunden sein können. Der Längsdurchmesser des Cirrusbeutels schwankt zwischen 0,22 und 0,30 mm; der Cirrus kann zu einer Länge von wenigstens 0,16 mm ausgestülpt werden, seine Verdickung ist nicht so scharf abgesetzt wie bei *Diplocotyle olrikii*, liegt auch mehr distal und trägt nur kaum merkliche Erhebungen der Cuticula. Im übrigen ist, was die männlichen Geschlechtsorgane betrifft, gegenüber den Angaben bei Kraemer (1892), ausser den schon oben (p. 52 Anm.) gemachten Berichtigungen, zu bemerken, dass Vas deferens nicht paarig, auch nicht von einem »bindegewebigen Sack» umschlossen ist, und dass ich ferner weder die angegebenen Retraktoren des Cirrusbeutels noch einen Sphincter oder Cuticularpapillen um die männliche Geschlechtsöffnung herum habe finden können.

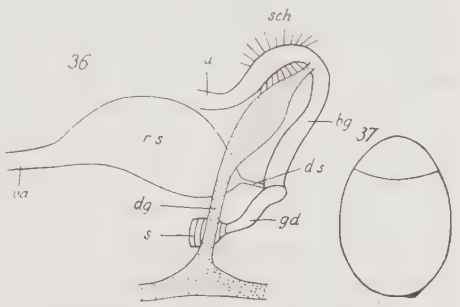
Kraemer's Beschreibung der weiblichen Geschlechtsorgane ist noch weniger zutreffend; nur betreffs Form und Lage der Dotterstocksfollikel sind seine Angaben mit den von mir beobachteten



Cyathocephalus truncatus (Pallas).

Textfig. 33. Genitalkomplex im optischen Querschnitt (von den männlichen Geschlechtsorganen sind der Deutlichkeit wegen nur die Hodenbläschen eingezeichnet). Textfig. 34. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 35. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Alle Figuren etwa 70 .

Verhältnissen übereinstimmend. Von dem sonderbaren »Vaginalbeutel» habe ich keine Spur beobachtet. Der Uterus mündet nicht hinter, sondern wie bei allen Cyathocephaliden vor der Vagina, wenn auch meistens mehr oder weniger stark seitwärts verschoben, ist auch nicht von einem »bindegewebigen Uterusbehälter» umgeben, falls hiemit nicht die mit keinem Worte erwähnten Uterinaldrüsen gemeint werden sollen. Der ganze Komplex der inneren weiblichen Genitalleitungswege ist, wie schon Lühe (1899 a) vermutete, durchaus unrichtig aufgefasst; der eigentümliche »Ootyp» ist sicherlich nichts anderes als die papillenförmige Erhebung der Querbrücke des Germariums, durch welches Missverständnis auch das letztgenannte Organ eine unrichtige Darstellung erhielt. Nachdem ich jetzt auf die auffallendsten Unrichtigkeiten in der Darstellung Kraemer's die Aufmerksamkeit gelenkt habe, kann ich mich mit einem Hinweis auf das hier beigefügte Bildmaterial begnügen, das sicherlich besser als eine weitläufige Beschreibung die Organisationsverhältnisse der Geschlechtsorgane, wie ich sie gefunden habe, erhellt; zuletzt muss doch erwähnt werden, dass Kraemer die Dimensionen der Eier etwa um das Doppelte zu gross angibt; nach meinen Messungen, deren Resultate mit den Angaben bei Wolf (1906) fast völlig übereinstimmen, beträgt nämlich die Grösse der Eier im Mittel nur 0,048 × 0,032 mm (extrem 0,044—0,051 × 0,030—0,036 mm).



Cyathocephalus truncatus (Pallas).

Textfig. 36. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 ×. Textfig. 37. Ei. Etwa 450 ×.

Das von mir untersuchte Material stammt aus *Perca fluviatilis* L. (Schweden, Östergötland, Glan 23. VI. 1888, Lönnberg leg.; Gothenburger Fischmarkt 21. V. 1910, ipse leg.), *Salmo trutta* L. (Schweden, Jämtland, Gefsjön 3. VIII. 1889, Schött leg.), *S. alpinus* L. (Schweden, Jämtland, 16. und 24. VII. 1889, Schött leg.; ohne Lokal und Datum, Lönnberg leg.). Als weitere Wirtstiere sind in der Literatur *Lucioperca lucioperca* (L.), *Lota lota* (L.), *Esox lucius* L., *Salvelinus malma*, *Coregonus lavaretus* L. und *Thymallus thymallus* (L.) sowie, für Nordamerika, *Coregonus clupeiformis*

(Mitch.) angeführt. — Das Procercoidstadium lebt in *Gammarus pulex* L.

Über die postembryonale Entwicklungsgeschichte der Cyathocephalinen ist uns leider sehr wenig bekannt, nur für *Cyathocephalus truncatus* wissen wir durch Wolf (1906), dass die Larve sich in der Leibeshöhle von *Gammarus pulex* zu einem typischen geschwänzten Procercoidstadium entwickelt, das schon bei einer Länge von 5 mm die ersten Spuren der Geschlechtsorgane erkennen lässt und bei 10 mm und darüber (die grösste beobachtete Larve war 14 mm lang) deutliche Anlagen sämtlicher Geschlechtsorgane besitzt. Der Schwanzanhang ist verhältnismässig klein und über das Vorkommen von Embryonalhäkchen wird nichts gesagt, was Lühe (1910) zu der Annahme führte, dass der Schwanzanhang bei *C. truncatus* »im Gegensatz zu anderen *Cestoden*-Larven keine Embryonalhäkchen mehr zu tragen scheint», eine Ansicht, die meines Erachtens nach als völlig unerwiesen betrachtet werden muss.

Mit seinen experimentellen Untersuchungen kam Wolf zu folgendem Resultate: »Die Übertragung vom Zwischenwirt in den Endwirt geschieht höchstwahrscheinlich auf direktem Wege, indem die Forelle die infizierten Gammariden verzehrt.» Trotz der schwachen experimentellen Begründung kann wohl diese Annahme mit Rücksicht auf die weit fortgeschrittene Entwicklung der Geschlechtsorgane der Larve für ganz zutreffend angesehen werden. Die Versuche, *Gammarus* mit Eiern von *C. truncatus* zu füttern, blieben alle erfolglos; trotzdem vermutet Wolf, dass die in den Kotballen des Wirtes eingeschlossenen Eier mit diesen von den Gammariden verzehrt werden, und dass auf diese Weise eine direkte Übertragung der Eier stattfinde. Da dies aber gegen alles das spricht, was wir von der Entwicklung der mit gedeckelten Eiern versehenen Pseudophyllideen wissen, muss meiner Meinung nach die Art der Übertragung der Embryonen von *C. truncatus* in *Gammarus* als völlig unbekannt bezeichnet werden.

II. **Unterfamilie Caryophyllaeinae** n. subfam.

(= Fam. Caryophyllaeidae Leuckart).

Cyathocephaliden mit schwach ausgebildeten oder fehlenden Saugorganen am Vorderende, das folglich als Scolex meistens nicht abgesetzt erscheint. Germarium und Geschlechtsausführungswege

nur in der Einzahl vorhanden, im hinteren Körperteil gelegen. Hodenbläschen ausschliesslich vor denselben, die ganze Markschicht erfüllend. Vas deferens vor dem Cirrusbeutel gelegen, Prostatadrüsen fehlen. Cirrusbeutelparenchym verhältnismässig bis sehr stark von Muskeln durchsetzt; Cirrus ohne distinkte Wandung. Männliche Genitalöffnung sich der weiblichen anschliessend. Mündung des Atrium utero-vaginale bzw. Ductus utero-vaginalis ohne Sphincter. Vagina in ihrem ganzen Verlauf hauptsächlich nach hinten ziehend. Ausdehnung der inneren weiblichen Genitalleitungswege in der Sagittalebene, hauptsächlich von vorne nach hinten, die Lage derselben annähernd median. Der Germiduct entspringt vom hinteren Rand der Querbrücke des Germariums mit schwach ausgebildetem Schluckapparat, verläuft zuerst nach hinten, biegt dann knieförmig nach rechts oder links um und vereinigt sich mit dem schräg ventralwärts nach hinten verlaufenden Ductus seminalis zu dem sehr kurzen, mehr oder weniger dorsalwärts nach hinten ziehenden Befruchtungsgang. Der unpaare Dottergang verläuft, dorsal von der Querbrücke des Germariums, an der dem Ductus seminalis entgegengesetzten Seite des Germiducts etwas ventralwärts nach hinten und mündet nach einer halbkreisförmigen Biegung ventral in den Befruchtungsgang ein. Dotterstocksfollikel die Hodenbläschen mantelförmig umgebend, eine kleine Anhäufung von Follikeln auch am Hinterende hinter dem Germarium und den Uterusschlingen. Uterus zum grösseren Teil von Uterinaldrüsen umlagert. Eier verhältnismässig gross.

1. Gattung **Monobothrium** Diesing 1863 (char. emend.).

Caryophyllaeinen mit trichterförmig einstülpbarem, in ausgestrecktem Zustande sechskantigem, mit zwei flächenständigen, sehr schwach ausgeprägten bothrienähnlichen Vertiefungen versehenem Vorderende. Wassergefäss-System mit wohlausgebildeter Endblase. Vas deferens verhältnismässig stark gewunden, ohne Vesicula seminalis externa. Cirrusbeutel verhältnismässig klein, birnförmig, Ductus ejaculatorius mit distinkter Wandung. Mündungen von Cirrus und Atrium utero-vaginale zusammen in einer seichten, vorstülpbaren Genitalcloake, jedoch von einander durch einen, die Cirrusöffnung umgebenden, voluminösen Ringwulst (männliche Genitalpapille?) ziemlich weit getrennt. Atrium utero-vaginale breit. Vagina ohne Receptaculum seminis und scharf abgesetzten Ductus seminalis.

Germarium H-förmig, Germiduct verhältnismässig lang und sehr weit, nicht median, sondern rechts oder links von der Mittellinie des Germariums entspringend. Uteruswindungen nie vor dem Cirrusbeutel. — Geschlechtsreif im Darm von Cypriniden. Entwicklung unbekannt.

Typische und bis jetzt einzige sichere Art: *M. wageneri* n. nom.

Monobothrium wageneri n. nom.
(Textfig. 10, 38—48).

Syn.: *Ligula (tuba?* Siebold) Wagener 1852.
Ligula tuba? Wagener 1854.
Monobothrium tuba Diesing 1863, v. Linstow 1878 a, 1903 a, Sonsino 1891, Hofer 1906.
Caryophyllaeus tuba Monticelli 1892 b, Braun 1894-1900, G. Schneider 1902 a, Skrjabin 1913.

Anm.: Der zuerst von Monticelli benutzte Namen für diese Art ist homonym mit *Caryophyllaeus tuba* v. Siebold [vgl. die Synonyme unter *Cyathocephalus truncatus* (Pallas)]. Dieser Artnamen »ist demnach als Homonym zu verwerfen und kann nicht wieder gebraucht werden, selbst wenn die Art in eine andere Gattung (— — —) versetzt wird.» (vgl. Art. 36 der Internationalen Regeln der Zoologischen Nomenklatur. Zool. Anzeiger Bd. 28. 1905). Aus diesem Grunde sehe ich mich dazu genötigt, die von Wagener gefundene Form umzutaufen und schlage hiemit den Speziesnamen *wageneri* vor.

Ausführlichere Beschreibung: Monticelli 1892 b.

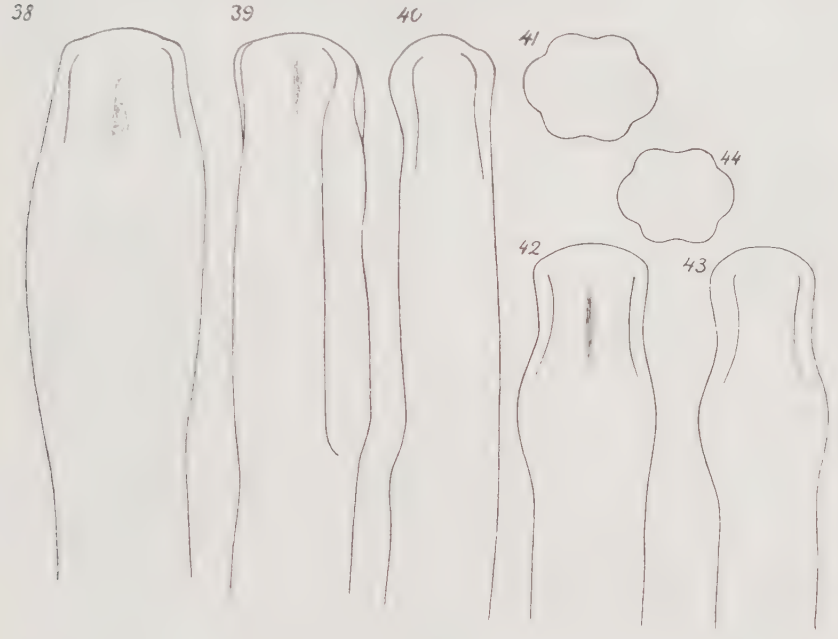
Material: Dank der Zuvorkommenheit von Herrn Prof. F. S. Monticelli habe ich zwei gut gestreckte Exemplare dieser Art selbst untersuchen können.

Die Länge der mir vorliegenden Exemplare beträgt 24 bzw. 22 mm bei einer Breite von etwa 1 mm. Nach Sonsino (1891) schwankt die Länge dieser Art zwischen 3 und 33 mm; die von Wagener beschriebenen, anscheinend stark kontrahierten Exemplare waren »meistens 10 mm» lang.

Besonderes Interesse verdient die Form des Vorderendes, die je nach den verschiedenen Kontraktionszuständen beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. In stark kontrahiertem Zustande, wie es z. B. bei Wagener (1854) beschrieben und abgebildet ist (Taf. 1. Fig. 14), erscheint das Vorderende breit trichter- oder napfförmig und deutlich abgesetzt, und sowohl Wagener als auch Sonsino teilen mit, dass es als ein kräftiges Saugorgan funktioniert. Bei gestreckten

Exemplaren erscheint es dagegen nach Monticelli (1892 b, Fig. 2, 3) abgerundet, kaum abgesetzt und ohne jede Spur einer Aushöhlung; nach demselben Autor wird die Aushöhlung durch Kontraktion der am Vorderende befestigten Längsmuskeln hervorgerufen.

Die mir von Prof. Monticelli gütigst übersandten Exemplare schienen beim ersten Betrachten mit den von ihm gelieferten Abbildungen völlig übereinzustimmen; bei einer näheren Untersuchung



Monobothrium wageneri n. nom.

Textfig. 38—41. Scolex des grösseren Exemplares in Flächenansicht, bzw. schräg, in Seitenansicht und von oben gesehen. Textfig. 42—44. Scolex des kleineren Exemplares in Flächenansicht, Seitenansicht und von oben gesehen. Alle Figuren etwa 24×.

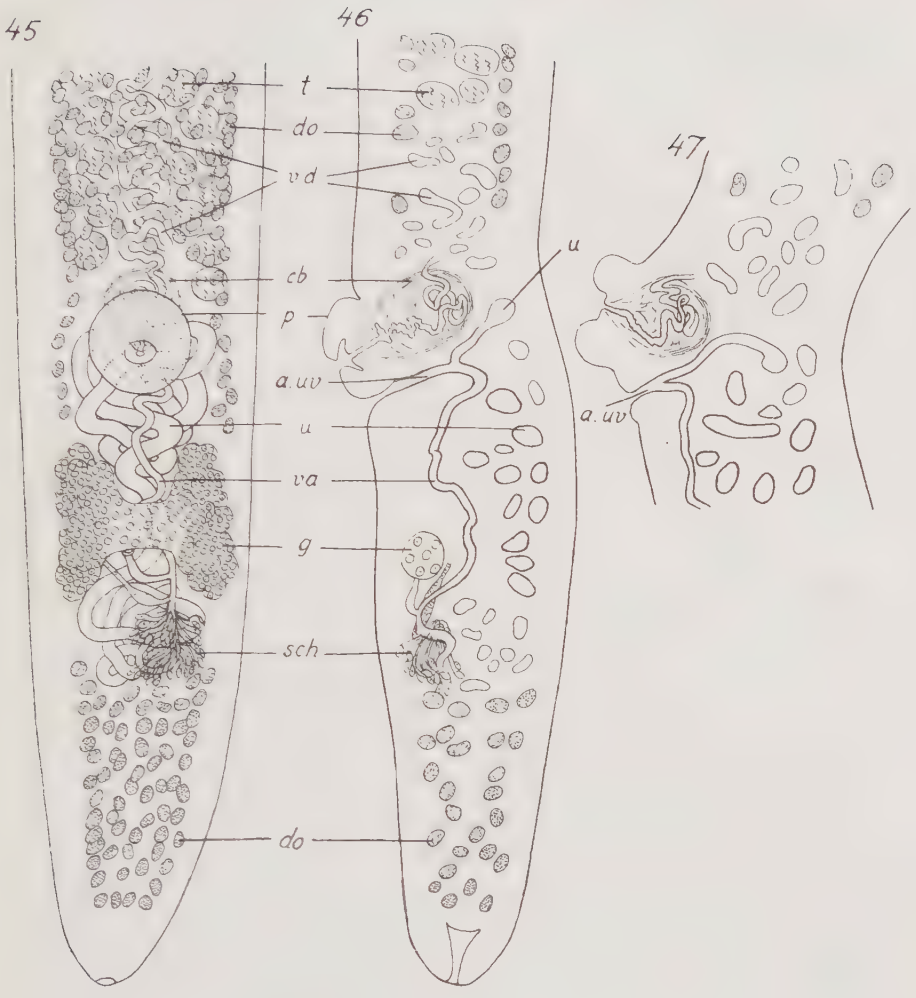
konnte ich aber noch einige weitere Einzelheiten feststellen, die durch die Textfiguren 38—44 veranschaulicht werden sollen. Bei dem grösseren Exemplar (Textfig. 38—41) ist das Vorderende bis 3 mm hinter der vordersten Spitze ein wenig breiter als der darauffolgende Abschnitt und dorsoventral abgeplattet; die grösste Breite beträgt hier 1 mm. Nach vorne scheint es deutlich sechskantig und ist ausserdem dorsal und ventral etwa bothrienähnlich aber sehr seicht ausgehöhlt.

Bei dem kleineren Exemplar (Textfig. 42—44), anscheinend nicht gleich stark gestreckt, ist das Vorderende kürzer, nach hinten aber plumper und schärfer abgesetzt und ohne deutliche flächenständige Vertiefungen,vorne aber ebenso deutlich sechskantig. Eine, den Vertiefungen entsprechende, bothrienähnliche Muskulatur habe ich jedoch nicht konstatieren können.

Die von Monticelli gegebene Beschreibung der Geschlechtsorgane ist in den meisten Punkten ganz zutreffend; hier seien nur einige komplettierende, aus dem mir vorliegenden Materiale stammende Angaben, sowie einige für den Vergleich mit den übrigen Caryophyllaeinen notwendige Merkmale angeführt.

Die Genitalpori liegen etwa an der Grenze zwischen vorletztem und letztem Zehntel der Körperlänge (nach der Figur bei Wagener, die sich auf ein stark kontrahiertes Exemplar bezieht, dagegen ein Viertel der Körperlänge von der hinteren Körperspitze entfernt, was auch Monticelli angibt). Die Hodenbläschen sind sehr zahlreich, in der Längsrichtung des Körpers oft etwas abgeplattet und 0,16—0,18 mm im Durchmesser; beim grösseren Exemplar treten sie erst 5 mm hinter dem vorderen Körperrande auf und erstrecken sich durch die Körpermitte etwa bis seitlich vom Cirrusbeutel. Dieser ist 0,40—0,45 mm lang, 0,28 mm im Querdurchmesser und steht schräg zur Längsachse des Körpers; über seinen Bau verweise ich auf die p. 51 gegebene Darstellung. Der die männliche Genitalöffnung umgebende Ringwulst beträgt 0,42 mm im Durchmesser; wahrscheinlich haben wir es hier mit einer mächtig entwickelten, an der Spitze einstülpbaren Genitalpapille zu tun, eine Frage, die ich jedoch auf Grund des mir vorliegenden Materiales nicht sicher beantworten kann; von einem »Genitalsaugnapf« kann jedenfalls nicht die Rede sein, da das Parenchym hier auffallend muskelarm ist.

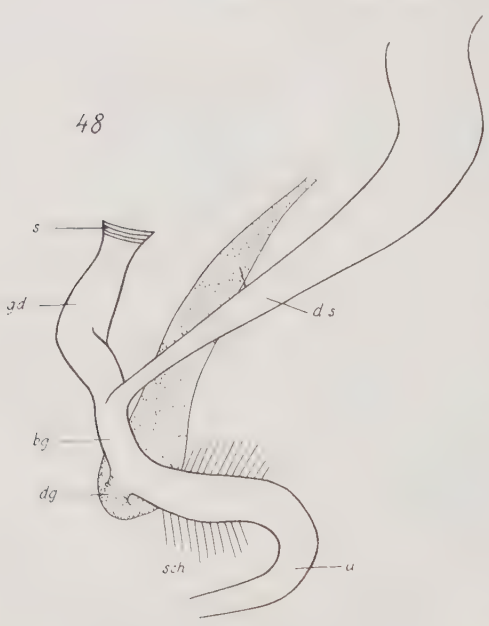
Ebenfalls bin ich nicht ganz im Klaren betreffs des gemeinsamen Mündungsabschnittes von Uterus und Vagina, da die Organisation desselben gerade durch das Vorhandensein des ebenerwähnten Ringwulstes recht schwerverständlich wird. Nach den mir vorliegenden Präparaten zu urteilen, ist als homolog mit dem bei den nächstverwandten Formen vorkommenden gemeinsamen Mündungsabschnitt sicherlich nur die in Textfig. 47 als solcher erscheinende Bildung zu betrachten, während in Textfig. 46 der distale, übrigens viel breitere und dünnwandigere Teil des hier dargestellten Ausführungsabschnittes der anscheinend ausstülpbaren Geni-



Monobothrium wageneri n. nom.

Textfig. 45. Genitalapparat von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 46. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Textfig. 47. Teil desselben eines anderen Exemplares. Alle Figuren etwa 36×.

talcloake zuzurechnen ist. Diese Auffassung scheint auch am besten mit der Darstellung MONTICELLI's übereinzustimmen; leider gibt er keine Abbildung von Sagittalschnitten. Auf Grund seiner Kürze und Breite zeigt der so abgegrenzte Mündungsabschnitt entschieden viel grössere Ähnlichkeit mit demjenigen bei *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* als bei den *Caryophyllaeus*-Arten und scheint mir folglich am besten als Atrium utero-vaginale bezeichnet zu werden. Jedoch fehlt hier, wie bei allen Caryophyllaeinen, ein Utero-vaginalsphincter.



Monobothrium wageneri n. nom.

Textfig. 48. Innere weibliche Genitalwege von der Seite gesehen. Etwa 200×.

Die Vagina ist sehr eng und mit stark muskulöser Wandung versehen; sie verläuft, wenig geschlängelt, ventral von den Uteruswindungen und erweitert sich nirgends, auch wenn sie mit Sperma stark erfüllt ist, zu einem Receptaculum seminis.

Die Flügel des Germariums sind etwa nierenförmig: vorne erreichen sie die Höhe der Genitalöffnungen bei weitem nicht. Die Gesamtlänge des Germariums beträgt 0,52—0,57 mm.

Die Dotterstocksfollikel sind klein, etwa 0,07—0,10 mm im Längsdurchmesser, sehr zahlreich und dicht aneinandergedrängt; die der vorderen Partie treten etwa in gleichem Abstand vom Vorderrand wie die Hodenbläschen auf; hinten strecken sie sich lateral fast bis zu den vordersten Spitzen des Germariums, median hören sie gleich vor dem Cirrusbeutel auf. Unpaarer Dottergang kurz vor seiner Einmündung in den Befruchtungsgang zu einem Dotterreservoir anschwellend. Die Masse der »Schalendrüsen« etwa bis 0,50 mm im Durchmesser. Ein beträchtlicher Teil der Uteruswindungen hinter der Querbrücke des Germariums; nach vorne gehen sie etwa bis zur Höhe des Cirrusbeutels, jedoch nie über diesen hinaus. Die Mün-

dungspartie des Uterus ähnelt in ihrer Struktur der Vagina und dem Atrium utero-vaginale. Eier etwa 0,075—0,078 × 0,048 mm (an Schnittpräparaten gemessen).

Im Darm von *Tinca tinca* (*L.*), bis jetzt nur aus Oberitalien (Arno bei Pisa; Lago Varese) bekannt.

Wenn wir von »*Monobothrium*» *serpentum* v. Linstow (1903 a) absehen, das ein in Schlangen eingekapseltes, der Gattungs-und Artzugehörigkeit nach nicht näher bestimmbares Larvenstadium ist, jedenfalls in keinerlei Beziehung zu den Caryophyllaeinen steht, sind in der Literatur noch zwei *Monobothrium*-Arten beschrieben worden, *M. terebrans* Linton (1893) und *M. hexacotyle* Linton (1898), beide aus nordamerikanischen Cypriniden (*Catostomus ardens*, Heart Lake, Wyoming bzw. *Catostomus* sp., Gila River and Salt River, Arizona). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese beiden Formen zu den Caryophyllaeinen gehören; hiefür spricht ja entscheidend sowohl die allgemeine Körperform und Topographie der Genitalorgane als auch der Bau des Cirrusbeutels (wenigstens bei *M. terebrans*, bei *M. hexacotyle* nicht näher beschrieben) und das Vorkommen in Cypriniden. Ob sie aber auch in die Gattung *Monobothrium* nach der oben gegebenen Diagnose eingereiht werden können, scheint mir noch zweifelhaft; ein sicheres Urteil hierüber lassen die Originalbeschreibungen jedenfalls nicht zu.

Was erstens »*Monobothrium*» *terebrans* betrifft, so erscheint das Vorderende desselben dem stark gestreckten Vorderende von *M. wageneri* (Textfig. 38—44) nicht unähnlich. Als weitere Übereinstimmungen sei hier auf die deutliche, papillenförmige Erhebung der Körperwand um den Cirrusbeutel sowie auf Form und Lage von Germarium und Uterus hingewiesen, alles Merkmale, die mit denen der Gattung *Monobothrium* gut übereinstimmen und für die Zugehörigkeit zu dieser Gattung sprechen. Über das sehr wichtige gegenseitige Verhältnis der Geschlechtsöffnungen erhält man aus der Beschreibung und den zahlreichen Figuren keine sichere Auskunft, da hier, wie so oft, eine Reproduktion der in dieser Hinsicht am besten aufklärenden Sagittalschnitte fehlt. Nach den Angaben im Texte mündet aber der Uterus »in a pore immediately behind the cirrus, in close proximity with the vagina». Falls zu »cirrus» auch die den Cirrusbeutel umgebende Erhebung mit gerechnet wird, so stimmen die Verhältnisse ja sehr gut mit denen bei *M. wageneri* überein; diese Vermu-

tung scheint mir jedoch nicht hinreichend, um die Art als zweiten sicheren Vertreter der Gattung *Monobothrium* zu rechnen und dies um so weniger, als betreffs der Lage und Ausbreitung der Dotterstöcke ein sehr wichtiger Unterschied vorliegt — nota bene, wenn die Darstellung bei Linton zutreffend ist, was mir jedoch ein wenig zweifelhaft scheint. Nach seiner Beschreibung sollen nämlich die Dotterstocksfollikel, ausser der Gruppe hinter dem Germarium und dem Uterus, nur in zwei kurzen, lateral vom Cirrusbeutel gelegenen Feldern vorkommen. Ist aber diese Angabe richtig, so scheint mir die Zugehörigkeit zu der Gattung *Monobothrium* ausgeschlossen.

Ein Urteil über die Gattungszugehörigkeit von »*Monobothrium*» *hexacotyle* ist noch schwieriger zu fällen, da sowohl Beschreibung als auch Bildmaterial für diese Art noch weniger ausreichend als für die eben behandelte sind. Auch hier scheint indessen die Form des Vorderendes mit demjenigen bei *M. wageneri* eine gewisse Ähnlichkeit zu besitzen; die stark vorspringenden, sechs Längsleisten der vordersten Spitze sind ja ebenfalls bei *M. wageneri* vorhanden, wenn auch bei weitem nicht so scharf ausgemeiselt, und ausserdem scheint auch bei der amerikanischen Art das Vorderende trichterförmig eingestülpt werden zu können. Dagegen sollen auch hier die vorderen Dotterstocksfollikel auf zwei laterale Streifen beschränkt sein, auch wenn sie im Gegensatz zu »*M.*» *terebrans* ebensoweit nach vorne reichen sollen wie die Hodenbläschen. Betreffs der Form des Germariums zeigt unsere Art eine auffallende Ähnlichkeit mit *Caryophyllaeides fennica* (G. Schneider), obwohl sie in anderen Charakteren, wie der Form des Vorderendes und der Ausdehnung der Uteruswindungen keine nähere Beziehung zur Gattung *Caryophyllaeides* aufweist. Da ausserdem die Eiergrösse angeblich nur 0,038—0,040 mm beträgt und über das gegenseitige Verhältnis der Geschlechtsausführungswege nichts bekannt ist, muss auch »*Monobothrium*» *hexacotyle* bis auf weiteres als der Gattung nach unbestimmte Art unter den Caryophyllaeinen angeführt werden.

2. Gattung **Caryophyllaeus** Gmelin 1790.

Caryophyllaeinen mit mehr oder weniger verbreitertem, dorsoventral abgeflachtem, sogar gekräuseltem Vorderende, ohne jede Spur von Saugorganen. Wassergefäss-System mit wohlausgebildeter Endblase. Vas deferens verhältnismässig stark gewunden, ohne Vesicula seminalis externa. Cirrusbeutel gross, eiförmig, Ductus

ejaculatorius ohne distinkte Wandung. Mündungen von Cirrus und Ductus utero-vaginalis dicht hinter einander in einer seichten, anscheinend nicht vorstülpbaren Genitalcloake. Ductus utero-vaginalis lang. Vagina mit grossem Receptaculum seminis und sehr engem, vom Receptaculum scharf abgesetztem Ductus seminalis. Germarium H-förmig, Germiduct verhältnismässig lang, aber nicht auffallend weit, median entspringend. Uteruswindungen nie vor dem Cirrusbeutel. — Geschlechtsreif im Darm von Cypriniden. Procercoidstadium, soweit bekannt, in Tubificiden.

Typische Art: *C. laticeps* (Pallas).

Weitere Art: *C. syrdarjensis* Skrjabin.

Caryophyllaeus laticeps (Pallas).

(Textfig. 1—6, 49—52).

Syn.: Auf eine nähere Auseinandersetzung der Synonymie dieser Art kann ich gegenwärtig nicht eingehen, weil mir das dazu nötige Material fehlt. Aus mehreren Gründen hege ich nämlich den Verdacht, dass wir in *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) oder *mutabilis* Rudolphi der Autoren eine Kollektivart vor uns haben. Erstens ist sicherlich die zuerst 1902 von G. Schneider (1902 a) als *Caryophyllaeus fennicus* beschriebene Art oft hier mit inbegriffen, wenigstens habe ich dies in zwei Fällen [Olsson (1893), Nufer (1905)] mit grösster Wahrscheinlichkeit konstatieren können (vgl. unten unter *Caryophyllaeides fennica*). Zweitens ist es wohl auch nicht ganz ausgeschlossen, dass *Monobothrium wageneri* auch in *Tinca* nördlich der Alpen vorkommt, sodass einige (oder alle?) Funde von »*Caryophyllaeus mutabilis*« aus diesem Wirt sich auf *M. wageneri* beziehen. Drittens scheinen mir einige der von Lidth de Jeude (1829) gelieferten Figuren von »*Caryophyllaeus mutabilis*« aus *Barbus barbus* (L.) (Taf. 5, Fig. 4 und 6) dafür zu sprechen, dass wir es hier mit einer weiteren Art zu tun haben können. Endlich besitze ich aus *Leuciscus idus* (L.) ein einziges Exemplar eines *Caryophyllaeus*, das habituell und auch in seinem inneren Bau, soweit die Kontraktions- und Erhaltungszustände einen Vergleich zulassen, mit den mir vorliegenden Exemplaren aus *Abramis brama* (L.) übereinstimmt, jedoch mit erheblich grösseren Eiern (0,074—0,083 × 0,040 gegen 0,060—0,066 × 0,037 mm bei den Exemplaren aus *Abramis*) bei einer Körperlänge von nur 16 mm versehen ist; vielleicht handelt es sich nur um ein Exemplar mit abnorm grossen Eiern, anderseits ist es aber nicht ausgeschlossen, dass diese Eiergrösse ein konstantes Artmerkmal sein kann. Jedenfalls mahnt dieser Fall, wie die vorher erwähnten, zur Vorsicht beim Identifizieren der Caryophyllaeinen unserer Cypriniden.

Die mir vorliegenden *Caryophyllaeus*-Exemplare aus *Abramis brama* (L.) habe ich nun mit der von Pallas (1781) beschriebenen *Taenia laticeps*

identifiziert, teils auf Grund der Übereinstimmung der äusseren Körperform, besonders betreffs des verbreiterten und gekräuselten Vorderendes, mit der von Pallas gelieferten Figur, teils aus dem Grunde, dass sie in demselben Wirtstier gefunden worden sind. Soweit ich sehen kann, stimmen meine Exemplare auch vollkommen mit der ausführlichen Beschreibung überein, die Will (1893) von »*Caryophyllaeus mutabilis*» aus *Abramis brama* gegeben hat. Da ich aus anderen Cypriniden, mit Ausnahme des oben kurz erwähnten einzigen Exemplares aus *Leuciscus idus*, gegenwärtig kein *Caryophyllaeus*-Material besitze, muss ich, wie gesagt, aus oben angeführten Gründen auf eine weitere Auseinandersetzung der Synonymie dieser Art hier verzichten; ich hoffe aber Gelegenheit zu bekommen, auf diese Frage zurückkommen zu können.

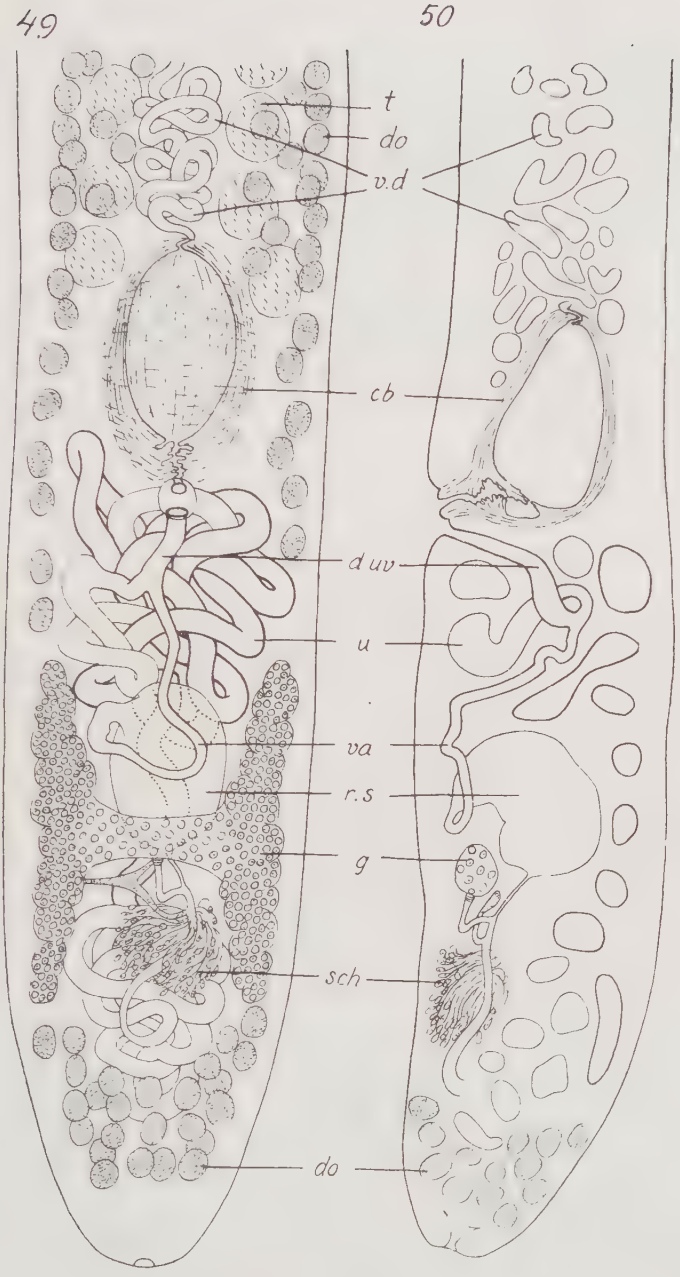
Ausführlichere Beschreibung: Will (1893).

Material: Ausser einem alten Spiritusexemplar sowohl sehr junge als auch geschlechtsreife, »geschüttelte» Exemplare, welch letztere der folgenden Beschreibung zu Grunde liegen.

Die Länge der kleinsten von mir gefundenen Exemplare beträgt 1,3—3 mm, die der geschlechtsreifen schwankt zwischen 22 und 40 mm bei einer grössten Breite von 1—1,5 mm. Das Vorderende ist seitwärts stark verbreitert und gekräuselt, die Breite des Vorderendes beträgt 1,3—2,5 mm.

Die Genitalpori befinden sich an der Grenze zwischen vorletztem und letztem Zehntel der Körperlänge oder sogar noch weiter hinten. Die Zahl der rundlichen, 0,16—0,22 mm im Durchmesser betragenden Hodenbläschen ist gross, etwa 350—400 (an einem Exemplar fand ich deren 366); sie treten erst 7—14 mm hinter dem vorderen Körperrande auf und erstrecken sich durch die Körpermitte bis seitlich vom Cirrusbeutel. Dieser ist je nach dem Kontraktionszustand 0,66—1,32 mm lang und 0,39—0,74 mm im Querdurchmesser und steht mehr oder weniger schräg zur Längsachse des Körpers (vgl. Textfig. 1—6 und 50).

Der Ductus utero-vaginalis ist verhältnismässig sehr lang und verläuft im allgemeinen mehr oder minder gerade dorsalwärts, nicht selten biegt er aber knieförmig nach hinten um. In diesem Falle liegt die geschlängelte, nicht besonders weite Vagina rein ventral, im ersteren Fall dagegen verläuft sie zwischen den Uteruswindungen schräg ventralwärts nach hinten. Sowohl Ductus utero-vaginalis als auch Vagina sind mit muskulöser Wandung versehen. Kurz vor der Querbrücke des Germariums erweitert sich die Vagina zu dem dünnwandigen, zuweilen sehr voluminösen Receptaculum seminis.

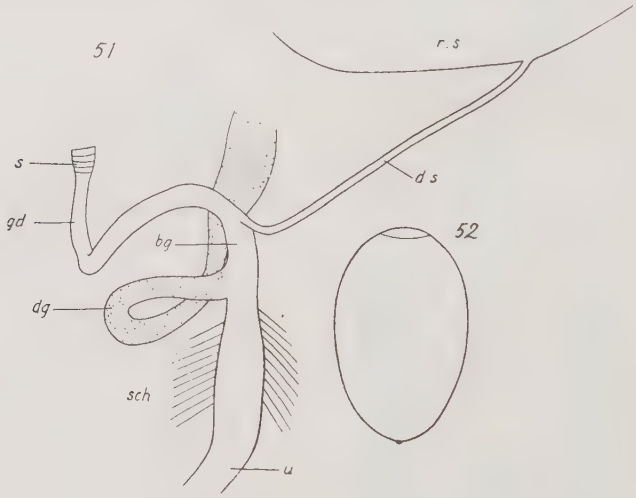


Caryophyllaeus laticeps (PALLAS).

Textfig. 49. Genitalapparat von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 50. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Beide Figuren etwa 36 .

Die Flügel des Germariums sind nach vorn und nach hinten mehr oder weniger spitz ausgezogen, wobei die vorderen Schenkel gleich lang oder unbedeutend länger als die hinteren sind; vorne erreichen sie die Höhe der Genitalöffnungen bei weitem nicht. Die Gesamtlänge des Germariums beträgt etwa 0,87—1,38 mm.

Die Dotterstocksfollikel sind gross, etwa 0,14—0,20 mm im Längsdurchmesser und locker verteilt; die der vorderen Partie treten etwa 4—7 mm hinter dem Vorderende auf; hinten strecken sie sich lateral fast bis zu den vorderen Spitzen des Germariums, median hören sie schon beim vorderen Teil des Vas deferens auf. Unpaa-



Caryophyllaeus laticeps (Pallas).

Textfig. 51. Innere weibliche Genitalwege von der Seite gesehen. Etwa 200×. Textfig. 52. Ei. Etwa 450 .

rer Dottergang anfangs zu einem mehr oder weniger stark erweiterten Dotterreservoir anschwellend. Die Masse der »Schalendrüsen» etwa 0,50—0,65 mm im Durchmesser. Ein beträchtlicher Teil der Uteruswindungen hinter der Querbrücke des Germariums; nach vorne gehen sie etwa bis zur Höhe der Genitalpori oder sogar ein wenig längs der Seiten des Cirrusbeutels, jedoch nie über diesen hinaus. Die Mündungspartie des Uterus ähnelt in ihrer Struktur der Vagina und dem Ductus utero-vaginalis. Eier 0,060—0,066× 0,037 mm.

Als Wirtstiere sind die meisten mitteleuropäischen Cypriniden

angegeben; aus oben angeführten Gründen bedürfen aber diese Angaben einer erneuten Prüfung. Mir liegt gegenwärtig nur Material aus *Abramis brama* (*L.*) vor [S c h w e d e n, Upsalaer Fischmarkt 6. IX. 1917, 29. V. 1918, ipse leg.; ohne Lokal und Datum (R. M.)]. Das Procercoidstadium wahrscheinlich in *Tubifex tubifex* und *Tubifex* sp.

Caryophyllaeus syrdarjensis Skrjabin.

S y n.: *Caryophyllaeus syrdarjensis* Skrjabin 1913.

A u s f ü h r l i c h e r e B e s c h r e i b u n g: ebenda.

M a t e r i a l: Von dieser Art habe ich selbst kein Material untersuchen können; der Vollständigkeit wegen will ich aber hier aus der Originalbeschreibung und den dazu veröffentlichten Figuren die wichtigsten Merkmale zusammenstellen.

Die Länge schwankt zwischen 6 und 16 mm. Das Vorderende ist nur schwach, aber deutlich verbreitert und nicht gekräuselt; die grösste Breite des Vorderendes beträgt 1,275 mm.

Die rundlichen, 0,05—0,15 mm im Durchmesser betragenden Hodenbläschen treten 1,5 mm hinter dem Vorderrand des Körpers auf und erstrecken sich nach hinten bis zur Höhe der Genitalöffnungen. Die Längsachse des Cirrusbeutels, 0,85 mm in der Länge betragend, ist annähernd dorsoventral gerichtet.

Der Ductus utero-vaginalis, anscheinend von mässiger Länge, verläuft rein dorsal.

Die Flügel des Germariums sind vorn und hinten sowie lateralwärts abgerundet, nierenförmig; nach vorne reichen sie fast bis zu den Genitalöffnungen.

Die Dotterstocksfollikel sind klein, 0,085 mm im Längsdurchmesser, sehr zahlreich und dicht aneinandergedrängt; die der vorderen Partie treten 1,2—1,35 mm hinter dem Vorderrande auf; hinten strecken sie sich lateral bis zur Höhe der Genitalöffnungen, median hören sie etwas früher auf. Nur ein sehr kleiner Teil der Uteruswindungen hinter der Querbrücke des Germariums; nach vorne gehen sie bis zur Höhe der Genitalpori. Eier 0,063×0,048 mm.

Im Darm von *Schizothorax intermedius*, (R u s s i s c h - T u r k e s t a n, Syr-Darja-Gebiet, Flussgebiet des Talas). Entwicklung unbekannt.

Nach einer Angabe im »Zoological Record» für das Jahr 1916 soll von Cholodkowsky (1915 b) ein *Caryophyllaeus armeniacus*, »Lac Goktscha, de l'intestin de *Lakoeta* sp.» beschrieben sein. Da der betreffende Jahrgang der russischen Zeitschrift den öffentlichen schwedischen Bibliotheken noch nicht zuhanden gekommen ist, muss ich diese Art bis auf den hier gegebenen Hinweis unberücksichtigt lassen.

3. Gattung **Caryophyllaeides** n. g.

Caryophyllaeinen mit quer abgestumpftem, kaum merkbar verbreitertem Vorderende ohne jede Spur von Saugorganen oder Kräuselung. Wassergefäss-System mit wohlausgebildeter Endblase, Vas deferens verhältnismässig schwach gewunden, ohne Vesicula seminalis externa. Cirrusbeutel gross, eiförmig, Ductus ejaculatorius ohne distinkte Wandung. Mündung des Cirrus am inneren Ende des weiten, aber nicht besonders langen Ductus utero-vaginalis. Vagina mit wohlausgebildetem, vom Ductus seminalis aber nicht scharf abgesetztem Receptaculum seminis. Germarium mit sehr langen vorderen und dorsal sich vereinigenden hinteren Schenkeln der Seitenflügel, Germiduct kurz und sehr eng, median entspringend. Uteruswindungen zum grössten Teil vor dem Cirrusbeutel. — Geschlechtsreif im Darm von Cypriniden. Entwicklung unbekannt.

Typische und bis jetzt einzige Art: *C. fennica* (G. Schneider).

Caryophyllaeides fennica (G. Schneider).

(Textfig. 53—57).

Syn.: *Caryophyllaeus mutabilis* Olsson 1893, Nufer 1905 e. p.
Caryophyllaeus fennicus G. Schneider 1902 a, c, Hofer 1906, Levander 1909, Skrjabin 1913.

Anm.: Diese Art ist wahrscheinlich in der Literatur mehrmals mit *Caryophyllaeus laticeps* verwechselt worden, doch habe ich dies nur in zwei Fällen mit einiger Sicherheit konstatieren können, nämlich bei Olsson (1893) und Nufer (1905); die von Olsson gelieferte Beschreibung, besonders des quer abgestumpften Vorderendes ohne jede Spur von Kräuselung, sowie die Angabe der Körperlänge (12 mm) und des Wirtstieres [*Leuciscus rutilus* (L.)] machen es nämlich sehr wahrscheinlich, dass es sich in diesem Falle um *Caryophyllaeides fennica* handelt. Die von Nufer abgebildeten jungen Exemplare aus *Leuciscus rutilus* stimmen ihrer Form nach sehr gut mit den von

mir in demselben Wirte gefundenen überein; bei gleich grossen Exemplaren von *Caryphyllaeus laticeps* aus *Abramis brama* (L.) habe ich dagegen die charakteristische Form des Vorderendes schon deutlich ausgeprägt gefunden.

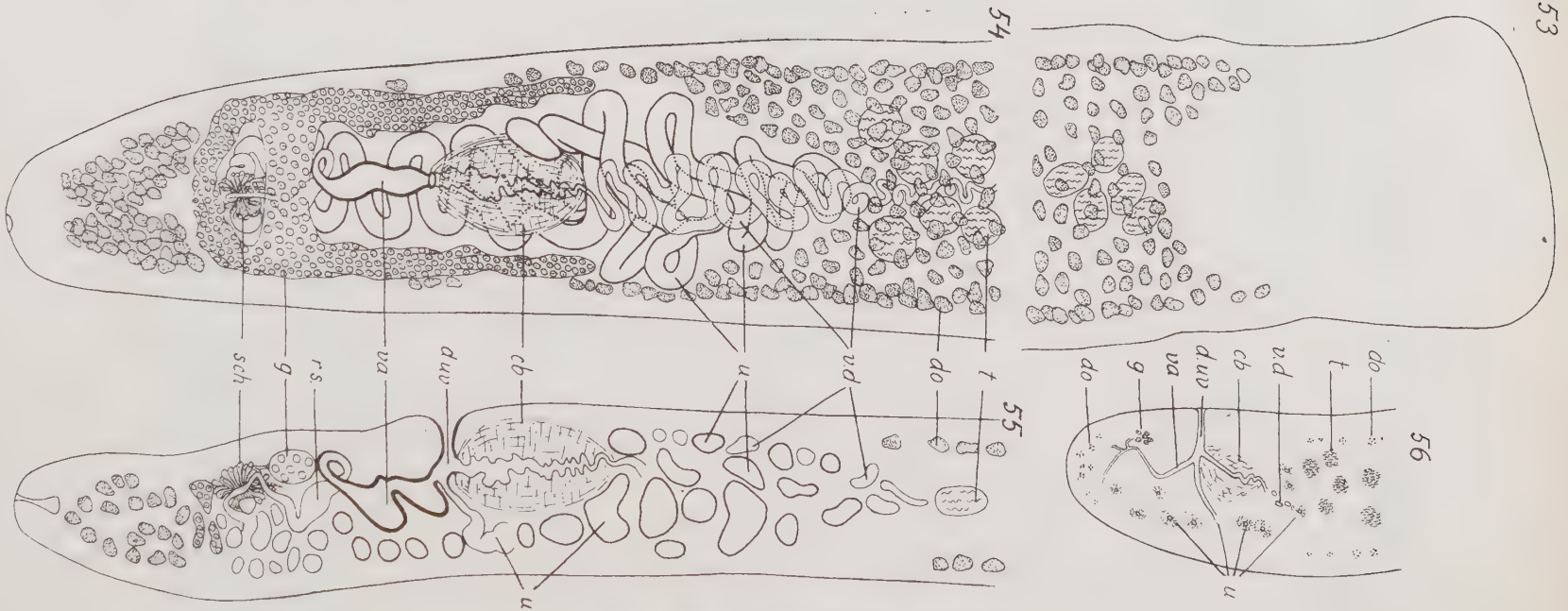
Ausführlichere Beschreibung: G. Schneider 1902 a.

Material: Ausser einem in Balsam eingeschlossenen Totalpräparat des Originalmateriales (H. M.) standen mir nur zwei noch nicht geschlechtsreife Exemplare (9. I. 1915) sowie ein vollreifes Exemplar (29. V. 1918) zur Verfügung, welch letzteres der Gattungsdiagnose und der folgenden komplettierenden Beschreibung dieser anscheinend seltenen Art zu Grunde liegt.

Die Länge dieses »geschüttelten» Exemplares beträgt 11,25 mm, die grösste Breite 1,35 mm (nach Schneider 5—9,5 bzw. 0,4—0,5 mm). Breite des Vorderendes 1,24 mm. Die Form des im Vergleich mit der nächstfolgenden Partie kaum merkbar verbreiterten Vorderendes ist in Textfig. 53 dargestellt.

Der Genitalporus liegt etwa an der Grenze zwischen vorletztem und letztem Siebentel der Körperlänge, genau in der Mitte zwischen der vordersten Uterusschlinge und der hinteren Körperspitze. Die Zahl der rundlichen, im Durchmesser etwa 0,15 mm grossen Hodenbläschen beträgt etwa 150; sie beginnen 1,5 mm hinter dem vorderen Körperrand und erstrecken sich durch die Körpermitte bis kurz vor die vorderste Uterusschlinge. Die Längsachse des 0,6 mm langen und 0,33 mm im Querdurchmesser betragenden Cirrusbeutels fällt mit derjenigen des Körpers zusammen. Die Einmündungsstelle des Cirrusbeutels in den Ductus utero-vaginalis liegt 0,16 mm vom Genitalporus nach innen gelagert.

Als Ductus utero-vaginalis bezeichne ich nämlich hier den gangförmigen Abschnitt zwischen dem an der Körperoberfläche befindlichen Porus einerseits und den Mündungen von Uterus und Vagina andrerseits. Dass es sich hier nicht um eine stark eingestülpte Genitalcloake handelt, schliesse ich teils aus der muskulösen Struktur der Wandung, die mit dem Atrium bzw. Ductus utero-vaginalis der übrigen Formen übereinstimmt, während die Genitalcloake bei *Monobothrium* und *Caryophyllaeus* nicht besonders muskulös ist, teils daraus, dass der fragliche Abschnitt sowohl beim geschlechtsreifen Tier als auch in seiner Anlage bei jungen Exemplaren (Textfig. 56) deutlich gangförmig erscheint.

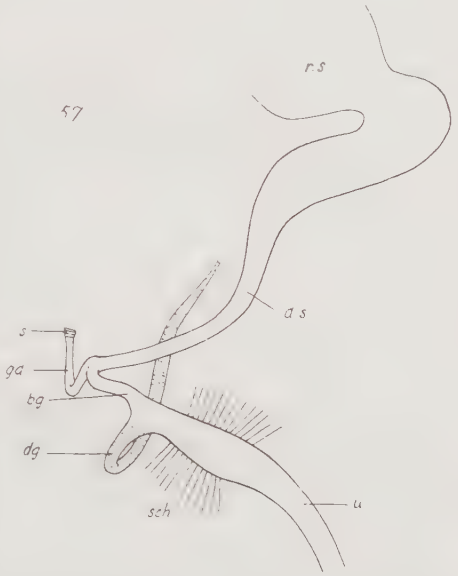


Caryophyllaeides fennica (G. SCHNEIDER).

Textfig. 53. Vorderende in Flächenansicht. Textfig. 54. Genitalapparat von der Ventralfläche aus gesehen. Textfig. 55. Derselbe, sagittaler Längsschnitt. Textfig. 56. Derselbe eines jungen Exemplares, sagittaler Längsschnitt. Alle Figuren etwa 36 .

Die Vagina, deren anfangs sehr weites Lumen die direkte Fortsetzung des Cirrusbeutellumens nach hinten bildet, ist anfangs mit ausserordentlich muskelkräftiger Wandung versehen. Ihre Dicke und die Weite des Lumens nehmen während des schwach geschlängelten Verlaufs der Vagina nach hinten allmählich ab, bis diese ungefähr in der Höhe der Querbrücke des Germariums, und zwar dorsal von derselben zu dem dünnwandigen, nicht besonders voluminösen Receptaculum seminis anschwillt.

Das Germarium hat an Totalpräparaten ein U-förmiges Aussehen, da die vorderen Schenkel stark nach vorne verlängert sind, die hinteren dagegen dorsalwärts umbiegen und verschmelzen, die Querbrücke aber infolge ihrer lockereren Konsistenz sich nicht so lebhaft färbt und folglich leicht übersehen wird: seine Länge beträgt 1,6 mm.



Caryophyllaeides fennica (G. Schneider).
Textfig. 57. Innere weibliche Genitalwege von der Seite gesehen. Etwa 200×.

Die Dotterstocksfollikel sind klein, etwa 0,07—0,10 mm im Längsdurchmesser, sehr zahlreich und dicht aneinandergedrängt; die der vorderen Partie treten etwa 1,2 mm hinter dem Vorderrand auf, hinten liegen sie zu beiden Seiten der vorderen Uteruswindungen bis zu den vordersten Spitzen des Germariums; einzelne Follikel finden sich sogar seitlich der vorderen Schenkel desselben. Unpaarer Dottergang ohne Anschwellung. Die Masse der »Schalendrüsen» etwa 0,25 mm im Durchmesser. Nur die ersten, dünnwandigen Uteruswindungen hinter der Querbrücke des Germariums; der von den Uterinaldrüsen umlagerte Abschnitt verläuft unter zahlreichen Windungen nach vorne bis etwa 3,5 mm vom hinteren Körperende, sodass etwa 2/3 der Uteruswindungen vor dem Genitalporus zu liegen kommen. Die Mündungspartie des Uterus nicht be-

sonders stark muskulös. Eier 0,060—0,066 × 0,037 mm (am Schnittpräparat gemessen).

Im Darm von *Leuciscus erythrophthalmus* (L.) und *L. idus* (L.) (F i n n l a n d, Finnischer Meerbusen, G. SCHNEIDER et LEVANDER leg.), *L. rutilus* (L.) [S c h w e d e n, Jämtland, Näfversjön, Aug. 1875, OLSSON leg.; Gothenburger Fischmarkt 9. I. 1915, Upsalaer Fischmarkt (aus dem Mälarsee?) 29. V. 1918, ipse leg.; S c h w e i z, Vierwaldstättersee, NUFER leg.]. Entwicklung unbekannt, das Procercoidstadium aber vielleicht in *Nais proboscidea* zu suchen (vgl. unten p. 141 f.).

4. Gattung **Archigetes** LEUCKART 1878.

Caryophyllaeinen mit verjüngtem und dorsoventral abgeflachtem oder sechskantigem, stets aber mit zwei flächenständigen, anscheinend gut ausgeprägten, bothrienähnlichen Vertiefungen versehenem Vorderende. Wassergefäss-System nicht mit einer einzigen Endblase, sondern mit zahlreichen Ampullen am Hinterende des Körpers. Vas deferens sehr schwach gewunden, mit birnförmiger Vesicula seminalis externa. Cirrusbeutel verhältnismässig klein, rundlich, Ductus ejaculatorius mit distinkter Wandung. Cirrus in den Ductus utero-vaginalis mündend. Vagina ohne oder mit nur schwach differenziertem Receptaculum seminis und Ductus seminalis. Germarium hantelförmig, Germiduct median entspringend. Uteruswindungen wenig zahlreich, zum kleineren Teil auch vor dem Cirrusbeutel. — Geschlechtsreif mit zeitlebens erhaltenem, die Embryonalhäkchen tragendem Schwanzanhang in der Leibeshöhle von Tubificiden.

Typische Art: *A. sieboldi* LEUCKART.

Weitere Art: *A. brachyurus* MRÁZEK.

Archigetes sieboldi LEUCKART.

S y n.: *Archigetes sieboldi* LEUCKART 1878, 1879, 1881, 1886, GRUBER 1881, BRAUN 1883 b, v. LINSTOW 1889, ZOGRAF 1893.

Archigetes appendiculatus BRAUN 1894-1900, LÖNNBERG 1897, MRÁZEK 1897, 1908, LÜHE 1910.

A n m.: Im Gegensatz zu den späteren Autoren habe ich für diese Art den RATZEL'schen Namen *appendiculatus* gestrichen und mit LEUCKART's *sieboldi* ersetzt; die Motivierung dieser Namensänderung ist unten, p. 138 ff. ausführlich gegeben.

Weitere Literatur: Mrázek 1901 a, 1903, Lühe 1902 a.
Ausführlichere Beschreibungen: Leuckart 1878, 1879 (Figur), Mrázek 1897 (tschechisch, zahlreiche Figuren), 1908 (Figur).
Diagnose: Lühe 1910.

Archigetes brachyurus Mrázek.

Syn.: *Archigetes brachyurus* Mrázek 1908, Lühe 1910

Diagnose: Lühe 1910.

Von den beiden hochinteressanten Vertretern dieser Gattung ist mir leider kein Sammlungsmaterial zu Gebote gestanden, auch habe ich während meiner Untersuchungen schwedischer Tubificiden keine hiehergehörigen Formen finden können. Die voranstehende Gattungsdiagnose sowie meine Auffassung der Organisation und systematischen Verwandtschaft dieser Formen gründet sich deshalb ausschliesslich auf vorhandene Literaturangaben und das dazu veröffentlichte Bildmaterial*).

Der Vollständigkeit wegen sei hier darauf hingewiesen, dass neuerdings Ward (1911) über einen Fund von *Archigetes* sp. in einem Fische aus Illinois River bei Havana berichtet hat. Da aber aus der kurzen Notiz nicht die geringste Spur einer Beschreibung der betreffenden Art, auch nicht der Namen des Wirtstieres zu entnehmen ist, bleibt es noch recht fraglich, ob es sich in diesem Falle überhaupt um eine *Archigetes*-Art handelt.

Mit den jetzt behandelten Formen scheint indessen die Zahl der in der Literatur erwähnten Caryophyllaeinen noch nicht erschöpft. Im »Zoologischen Jahresbericht» für das Jahr 1908 hat Pintner die Vermutung ausgesprochen, dass die von Cohn (1908) als abgelöste Proglottiden eines im Strobilastadium noch unbekannten Cestoden, *Lytocestus adhaerens*, beschriebenen Parasiten aus *Clarias fuscus*, Hongkong, in der Tat ein *Caryophyllaeus* sei. Nach Durchlesen des betreffenden Aufsatzes von Cohn bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass die erwähnte Auffassung Pintner's durchaus richtig sein muss: *Lytocestus adhaerens* ist unzweifelhaft als ein weiterer Vertreter der Unterfamilie Caryophyllaeinae anzusehen. Erstens ist die

*) Von Mrázek's anscheinend sehr wertvollen Untersuchung (1897) sind mir leider auf Grund mangelhafter Sprachausbildung nur die Figuren verständlich!

gesamte Topographie der Geschlechtsorgane genau die für die Caryophyllaeinen typische, nur mit der einzigen Ausnahme, dass keine Dotterstocksfollikel am Hinterende des Körpers abgebildet sind (in der Beschreibung werden die Dotterstocksfollikel überhaupt nicht erwähnt); auf diesen Umstand ist indessen kein grösseres Gewicht zu legen, weil der Verfasser gerade diese Abbildung (Fig. 1) mit folgender Erklärung begleitet: »Die Genitalorgane an dem einen Proglottidenende, die hier auf engstem Raume zusammengedrängt sind, musste ich zum Teil schematisch nach meiner Rekonstruktion aus Schnitten eintragen, da sich am Totalpräparat die einzelnen Organe auf keine Weise klar darstellen liessen.» Es gibt aber einige Tatsachen, die ausser der allgemeinen Topographie direkt für die PINTNER'sche Annahme sprechen. Die Beschreibung des Germariums als aus zwei »Ovarien» bestehend, die durch ein »Sammelreservoir» verbunden sind, von welch letzterem der »Ovidukt» abgeht, ist ja, wie früher erwähnt, für die Caryophyllaeinen ganz typisch. Ferner ist der Uterus in seinem mittleren Abschnitt von sehr kräftig entwickelten Uterinaldrüsen umlagert, und die Eier sind derbschalig, 0,073 × 0,04 mm, was ebenfalls sehr gut mit den Verhältnissen bei den Caryophyllaeinen in Einklang steht. Das wichtigste aus der Beschreibung herauszulesende Merkmal scheint mir jedoch das zu sein, dass unzweifelhaft auch hier ein in ganz ähnlicher Weise wie bei *Caryophyllaeus laticeps* »rückgebildeter» Cirrusapparat vorhanden ist. Die Angabe, dass eine Uterusöffnung bei *Lytocestus* nicht vorhanden sei, scheint mir durchaus erklärlich; *Lytocestus* soll nämlich keine äussere Uterinöffnung besitzen! Dass die letzte Uteruswindung dagegen in einen gut ausgebildeten Ductus utero-vaginalis mündet, ist wohl über jeden Zweifel erhaben, ein Umstand, der bei dem schlecht erhaltenen Materiale vielleicht nicht leicht festzustellen war, zumal wenn der Beobachter auf ein derartiges Organisationsverhältnis nicht eingestellt ist. Zum Schluss will ich nur bemerken, dass die von COHN erwähnten Faserreste am Vorderende, »die von der zerrissenen Verbindung mit der benachbarten Proglottis herrühren,» wohl nichts anderes als Fetzen des Darmepithels des Wirtstieres sind, und dass also *Lytocestus* betreffs des Anhaftens an der Darmwand des Wirtes sich ganz wie *Caryophyllaeides fennica*, nach den Angaben von G. SCHNEIDER (1902 a), verhält.

Wenn also für *Lytocestus* die Zugehörigkeit zu der Unterfamilie

Caryophyllaeinae als ziemlich sicher betrachtet werden kann, so ist über die näheren Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattung zu den übrigen kein Urteil möglich, solange die näheren anatomischen Tatsachen, vor allem das gegenseitige Verhältnis der drei Genitalpori, nicht bekannt sind; es wäre ja sogar denkbar, dass die fragliche Form in einer der oben behandelten Caryophyllaeinen-Gattungen untergebracht werden kann. In Erwartung näherer Auskünfte hierüber muss ich mich damit begnügen, *Lytocestus* als Anhang der übrigen Gattungen dieser Unterfamilie anzuführen. Insofern ist aber diese Form schon jetzt von grossem Interesse, als sich die Caryophyllaeinen durch sie nicht ausschliesslich als Parasiten von Cypriniden, sondern auch von den nächstverwandten, süsswasserbewohnenden Siluriden erwiesen haben.

Über die postembryonale Entwicklungsgeschichte der Caryophyllaeinen ist uns zur Zeit folgendes bekannt.

Die erste Mitteilung über Caryophyllaeinen-Larven rührt von d'Udekem (1855) her, der in *Tubifex rivulorum* und *Nais proboscidea* je einen »Scolex« fand, die offenbar hieher gehören. Was die erste, aus dem Hinterende von *Tubifex* stammende Larvenform betrifft, haben wir es hier unzweifelhaft mit dem Jugendzustand einer *Caryophyllaeus*-Art, wahrscheinlich *C. laticeps* (Pallas) zu tun; es wird dies vor allem durch die Abbildung des verbreiterten und gekräuselten Vorderendes bewiesen, obwohl d'Udekem von vier sessilen, undeutlich hervortretenden Bothridien spricht, was ohne Zweifel als ein Beobachtungsfehler zu betrachten ist. Ferner stimmen Beschreibung und Abbildungen des Exkretionssystemes gut mit entsprechenden Verhältnissen bei *Caryophyllaeus laticeps* überein. Diese Larve, von 7 mm Länge, besass deutliche Anlagen der Geschlechtsorgane, entbehrte aber eines Schwanzanhanges.

Im Jahre 1868 beschrieb Ratzel aus der Genitalregion von *Tubifex tubifex* verschiedene Entwicklungsstadien einer Cestodenlarve, die er mit dem Namen *Caryophyllaeus appendiculatus* belegte. Diese Form wurde zuerst von Leuckart (1869) ebenfalls für die Larve von *Caryophyllaeus laticeps* angesehen.

Bevor ich nun auf die Deutung des Ratzel'schen Fundes eingehe, will ich eine dritte, von Mrázek (1901 a) beschriebene Larvenform erwähnen, die ebenfalls aus der Genitalregion von *Tubifex* stammt und als Larve von *Caryophyllaeus laticeps* gedeutet

wurde. Diese Larve besass eine Länge von 5 mm und hatte am Hinterende einen wurstförmigen, die sechs Embryonalhäkchen tragenden Schwanzanhang von etwa 1 mm Länge (nach der Mrázek'schen Figur zu urteilen). Sowohl in bezug auf die gesamte Körperform, besonders das gefaltete Vorderende, wie auch betreffs der in deutlichen Anlagen vorhandenen Geschlechtsorgane, stimmt diese Form recht gut mit *Caryophyllaeus laticeps* überein; ich halte deshalb die Auffassung Mrázek's, dass »nicht der mindeste Zweifel bestehen kann, dass dieselbe wirklich zu *Caryophyllaeus* gehört» für sehr wahrscheinlich.

Kehren wir jetzt zur Besprechung der von Ratzel beobachteten *Tubifex*-Parasiten zurück. Diese wurden, wie bereits erwähnt, von Leuckart (1869) als *Caryophyllaeus*-Larven gedeutet. Später fand er aber selbst (Leuckart 1878) in bezug auf ihr Vorkommen identische Parasitenformen, die aber durch das Vorhandensein von zwei flächenständigen Bothrien am Vorderende sowie durch ihre vollkommene Geschlechtsreife nicht als Larven von *Caryophyllaeus* angesehen werden konnten. Für diesen interessanten Cestoden schlug er den Namen *Archigetes sieboldi* vor und hielt ihn für identisch mit der von Ratzel beschriebenen Form, unter der Annahme, dass die Angaben Ratzel's über die Kopfform der von ihm beobachteten Exemplare »nichts weniger als zutreffend» seien und »dass die späteren, eigentlich reifen Entwicklungszustände unseres Parasiten den Beobachtungen Ratzel's entgangen sind». Leuckart's Auffassung über »*Caryophyllaeus appendiculatus*» im Vergleich mit der von d'Udekem gefundenen Form wird folgendermassen ausgedrückt: »Während ich einerseits die Ueberzeugung gewonnen, dass ersterer, wenn auch der Familie der Caryophyllaeiden zugehörig, doch kein Caryophyllaeus ist, glaube ich andererseits den Wurm von d'Udekem bis auf Weiteres noch immer als einen solchen und zwar, da wir bis jetzt nur eine Art dieses Genus kennen, als die Jugendform des C. mutabilis deuten zu müssen. Nicht blos die Grösse und Abwesenheit des Schwanzanhanges, auch die Bildung des Kopfes und die Fundstätte des Parasiten, die auf das h i n t e r e Körperstück der Saenuris verlegt wird, das in den Fällen von Ratzel und mir stets frei war, sprechen für eine Verschiedenheit beider Würmer. Ein besonderes Gewicht lege ich dabei auf die Abbildung d'Udekem's, welche das Kopfende des Parasiten genau so darstellt, wie man dasselbe bei Caryophyllaeus ge-

wöhnlich in Sicht bekommt. Die Achtzahl der Längsgefässe und deren reiche Verästelung stimmt allerdings mit den Verhältnissen des Ratzel'schen Wurmes, aber in gleicher Weise auch mit der Bildung des Caryophyllaeus mutabilis.» Diese Auffassung wurde anscheinend von späteren Forschern wie Braun (in »Bronn») und Mrázek (1897) ohne weiteres anerkannt, indem sie den von Leuckart gegebenen Namen *sieboldi* in den Ratzel'schen *appendiculatus* geändert haben.

Demjenigen, der wie ich keine Gelegenheit hatte, durch Autopsie die in Rede stehenden Formen kennen zu lernen, kann es vielleicht als Vermessenheit erscheinen, ein Urteil in dieser Frage zu fällen; ich erlaube mir jedoch, einige Gesichtspunkte hervorzuheben, welche diese Frage zum Teil in neues Licht stellen, unter ausdrücklichem Hervorheben, dass sich meine Auffassung lediglich auf die vorhandenen Literaturangaben stützt.

Wenn man die von Ratzel gelieferten Figuren (3 und 4) einerseits mit den Abbildungen von *Archigetes* (Mrázek 1897), anderseits mit *Caryophyllaeus laticeps* vergleicht, fällt es sogleich ins Auge, dass die verbreiterte Form des Vorderendes von »*C. appendiculatus*» bei *Archigetes* nicht wiederzufinden ist, dagegen gut mit der Ausbildung des Vorderendes von *C. laticeps* in Einklang steht; besonders die in Fig. 3 bei Ratzel markierte Kräuselung des vorderen Körperrandes scheint mir entschieden gegen die *Archigetes*-Natur der Ratzel'schen Würmer zu sprechen. Die von Leuckart hervorgehobenen Unterscheidungsmerkmale der letzteren gegenüber der *Caryophyllaeus*-Larve in bezug auf das Vorhandensein eines Schwanzanhanges sowie die verschiedenartigen Fundstätten im Körper der Wirtstiere fallen bei Kenntnis der von Mrázek gefundenen *Caryophyllaeus*-Larve hinweg; auf die geringere Grösse ist natürlich keinerlei Gewicht zu legen. Wenn wir die Ratzel'schen Würmer betreffs der relativen Länge des Schwanzanhanges mit *Archigetes* und der *Caryophyllaeus*-Larve Mrázek's vergleichen, gewinnt man unzweifelhaft den Eindruck, dass die ersteren mehr *Archigetes* als der *Caryophyllaeus*-Larve ähneln; von der Entwicklung anderer Procercoiden ist uns aber jetzt bekannt, dass der Schwanzanhang dem eigentlichen Larvenkörper gegenüber sein Wachstum bald einstellt; aus diesem Grunde scheint mir die Vermutung nahe zu liegen, dass der Schwanzanhang der 2—3 mm langen *Caryophyllaeus*-Larve etwa 1/3 der Gesamtlänge beträgt

und eine absolute Länge von etwa 1 mm nicht überschreitet, welche Länge, nach MRÁZEK's Figur zu urteilen, auch dem Schwanzanhang der 5 mm langen *Caryophyllaeus*-Larve zukommt. Ist diese Annahme richtig (sie kann ja erst durch ein eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte von *C. laticeps* durch Infektionsversuche, wozu ich leider noch nicht Gelegenheit gehabt habe, konstatiert werden), so steht auch in bezug auf die relative Länge des Schwanzanhanges bei »*C. appendiculatus*» seiner Natur als *Caryophyllaeus*-Larve nichts im Wege.

RATZEL bezeichnet die grössten von ihm beobachteten, 2,5 mm langen Exemplare als »geschlechtsreife Thiere», hebt jedoch anderseits ausdrücklich hervor, dass in den Hodenbläschen die Samenelemente noch nicht ausgebildet waren; allerdings scheint mir daraus mit Sicherheit hervorzugehen, dass diese Exemplare ihre Eierproduktion noch nicht begonnen hatten, was bei gleicher Länge bei *Archigetes* anscheinend der Fall ist. Von der *Caryophyllaeus*-Larve wissen wir nur, dass bei einer Länge von 5 mm die Anlagen der Geschlechtsorgane sehr deutlich sind; wie früh sie in der Entwicklung zum Vorschein kommen, ist uns aber bisher unbekannt. Was wir also über die Ausbildung der Geschlechtsorgane bei »*C. appendiculatus*» wissen, führt uns eigentlich um keinen Schritt betreffs der Beurteilung des zu behandelnden Problems weiter. Es gibt jedoch noch einen Umstand, der meiner Ansicht nach entschieden für die *Caryophyllaeus*-Natur der RATZEL'schen Würmer spricht, vorausgesetzt, dass die Angaben, auf welche ich mich stütze, zuverlässig sind; ich ziele auf die Ausbildung des Exkretionssystemes. Bei »*C. appendiculatus*» münden nämlich nach RATZEL die Hauptstämme »in einen gemeinsamen Stamm». Dass dieser Stamm »noch nicht mit einer contraktilen Blase nach aussen mündet, wie das z. B. am geschlechtsreifen Caryophyllaeus mutabilis Rud. geschieht», ist selbstverständlich nur auf das Vorhandensein des Schwanzanhanges zurückzuführen; davon abgesehen verhält sich der Endabschnitt des körperlichen Gefäss-Systemes im Prinzip ganz wie bei *C. laticeps*. Bei *Archigetes* gestaltet sich die Ausbildung des hintersten Gefäss-Systemteiles nach MRÁZEK (1897, Taf. II, Fig. 18, 19) ganz anders, auf keinen Fall kann hier von einem »gemeinsamen Stamm» die Rede sein.

Wenn wir also davon ausgehen, dass die von RATZEL gegebene Beschreibung von »*C. appendiculatus*» sowie das zugehörige Bildma-

terial richtig ist, sprechen nach meiner Meinung zwei wichtige Tatsachen, die Form des Vorderendes und die Ausbildung des Exkretionsapparates entschieden gegen die herkömmliche Identifizierung mit *Archigetes* und für die Auffassung, dass es sich um junge Entwicklungsstadien irgend einer *Caryophyllaeus*-Art, wahrscheinlich *C. laticeps* handelt. Die übrigen Tatsachen können in demselben Sinne gedeutet werden, liefern allerdings keine sicheren Anhaltspunkte für die ältere Annahme. Es besteht jedoch eine dritte Möglichkeit, und zwar dass Ratzel sowohl *Caryophyllaeus*-Larven wie *Archigetes* vor sich gehabt habe und dass die Abbildungen sich auf die ersteren beziehen. Meinesteils muss ich aber gegenwärtig aus den oben angeführten Gründen den Ratzel'schen *C. appendiculatus* als junge *Caryophyllaeus*-Larve betrachten.

Als einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Caryophyllaeus* will ich hier zwei Larven erwähnen (es sind hämatoxylintingierte Balsampräparate), welche mir gütigst von Herrn Dr. Hj. Ditlevsen, Kopenhagen, überlassen wurden. Sie wurden während einer Dredgung in Furesøen, Dänemark, frei in der Dredge gefunden und sind anscheinend durch Ruptur der Zwischenwirte frei geworden, in Analogie mit dem was z. B. bei *Schistocephalus* nicht selten vorkommt (vgl. hiezu auch du Plessis-Gouret 1885). Die Länge der gut gestreckten und etwas mazerierten Exemplare beträgt 9 bzw. 10,5 mm. Das Vorderende ist wie beim geschlechtsreifen *Caryophyllaeus laticeps* ausgebildet; der Schwanzanhang ist beim grösseren Exemplare noch vorhanden aber stark zusammengeschrumpft, beim kleineren ist nur der Stiel übrig. Von der inneren Organisation ist infolge der Mazeration recht wenig sichtbar, nur die vier »Faserzellenstränge» treten im Vorderkörper sehr deutlich hervor. Der Fund ist insofern von Interesse als er uns zeigt, zu welcher Grösse die *Caryophyllaeus*-Larve im Zwischenwirt heranwachsen kann, wenn die Übertragung in das definitive Wirtstier unterbleibt.

Zuletzt noch einige Worte über den von d'Udekem in *Nais proboscidea* gefundenen Parasiten. Von Mrázek ist er als ein junger *Archigetes* gedeutet worden, was ja wohl möglich ist. Die von d'Udekem gelieferten Abbildungen lassen jedoch eine andere, vielleicht zu schwach begründete Deutung zu, die ich trotzdem in aller Kürze erwähnen will. Auch betreffs dieser Form spricht nämlich die Vereinigung der Exkretionskanäle in einen Stamm — vorausgesetzt, dass

die Figuren zuverlässig sind — gegen die MRÁZEK'sche Auffassung. Es scheint mir auch möglich, dass das Vorkommen in Naididen und nicht in Tubificiden ebenfalls als Unterscheidungsmerkmal von Bedeutung sein kann, und dass wir also in der von D'UDEKEM gefundenen Form aus *Nais* weder einen Vertreter der Gattung *Archigetes*, wenigstens keinen der zwei bis jetzt bekannten Arten, noch die Larve einer *Caryophyllaeus*-Art vor uns haben. Wegen der abgestumpften Form des Vorderendes möchte ich mutmassungsweise auf die Möglichkeit hinweisen, den in Rede stehenden Parasiten als das Procercoidstadium von der erst seit kurzer Zeit bekannten *Caryophyllaeides fennica* (G. SCHNEIDER) erklären zu können.

Fassen wir also unsere Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Caryophyllaeinen, mit Ausnahme der Gattung *Archigetes*, kurz zusammen, so finden wir, dass diese einzig und allein durch ein geschwänztes, in der Leibeshöhle von Oligochaeten parasitierendes Procercoidstadium repräsentiert ist, das wenigstens bei *Caryophyllaeus* bis zu einer Grösse von etwa 10 mm heranwachsen kann und dem geschlechtsreifen Tier bis auf die unreifen Geschlechtsdrüsen und den Schwanzanhang vollkommen ähnelt.

Durch die oben kurz erwähnte Angabe WARD's (1911) über einen Fund von *Archigetes* in einem Fische ist die schon von MONIEZ (1880) und zum Teil auch von BRAUN (»BRONN», p. 1149) ausgesprochene Vermutung, *Archigetes sieboldi* sei nur die Larve einer *Caryophyllaeus*-Art, wieder zum Leben erweckt. Gegen die von diesen Autoren vermutete Möglichkeit, dass der ganze Entwicklungsgang von *Archigetes* noch nicht festgestellt sei, scheinen mir die LEUCKART'schen Experimente und Motivierungen völlig genügend um zu beweisen, dass *Archigetes* für seine Entwicklung das Übertragen in einen zweiten Wirt nicht braucht, was wohl in der Regel auch nicht stattfindet; auch MRÁZEK hat ja zu wiederholten Malen zwei verschiedene *Archigetes*-Arten in Oligochaeten eierproduzierend gefunden. In Anbetracht der relativen Häufigkeit dieser Parasitenformen wären sie wohl irgend ein Mal als Fischschmarotzer gefunden worden, wenn dies ein für die Arten normales Entwicklungsstadium wäre; als Larvenformen irgend einer der bis jetzt bekannten Caryophyllaeinen aus Fischen können die beiden *Archigetes*-Arten allerdings nicht angesehen werden. Ob sie in einem zweiten Wirt gelegentlich weiterleben können, ist dagegen eine Möglichkeit, die natürlich a priori nicht absolut unwahrscheinlich ist, wenn auch nichts bis jetzt be-

kanntes dafür spricht. Im Gegenteil wissen wir ja durch die oben erwähnten, frei gefundenen Larven von *Caryophyllaeus*, dass die *Caryophyllaeus*-Larve nicht einmal bei einer Grösse von etwa 10 mm geschlechtsreif wird. Es scheint mir somit völlig berechtigt, die uns jetzt bekannten *Archigetes*-Formen als geschlechtsreif gewordene Caryophyllaeinen-Larven, und zwar im Vergleich mit anderen Pseudophyllideen als geschlechtsreife Procercoidstadien zu betrachten [vgl. hierüber auch Nybelin (1918 a)].

Nachdem ich jetzt das nötige Tatsachenmaterial vorgebracht habe, gehe ich zu einer Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der von mir in der Familie Cyathocephalidae zusammengestellten Formen über.

Was erstens die Cyathocephalinen betrifft, so liegt wohl die enge Verwandtschaft derselben so klar auf der Hand, dass es überflüssig wäre, hier näher darüber zu sprechen. Betreffs der Umgrenzung der Gattungen innerhalb dieser Unterfamilie sind aber die Meinungen auf Grund mangelnder Kenntnis ihrer inneren Organisation bis jetzt geteilt gewesen. So erklärte Monticelli (1892 a) die Gattung *Diplocotyle* Krabbe als synonym zu *Bothrimonus* Duvernoy, während Lühe (1900 a) beide Gattungen aufrecht erhielt und für sie mit *Cyathocephalus* als dritten im Bunde die Unterfamilie Cyathocephalinae aufstellte und diese wiederum in die bald darauf (1902 b) gebildete Fam. Dibothriocephalidae einreihte. Dagegen sprach sich aber G. Schneider (1902 b) für die Monticelli'sche Auffassung aus, da nach seinem Dafürhalten das hauptsächliche Unterscheidungsmerkmal von *Diplocotyle* und *Bothrimonus*, die verschiedene Form des Scolex, wegen der je nach der Kontraktion verschiedenartigen Scolexformen bei dem von ihm gefundenen *Bothrimonus nylandicus* sich als nicht stichhaltig erwies. Diese systematische Anordnung wurde auch von Cooper (1917) ohne weiteres angenommen.

Aus den obenstehenden Beschreibungen geht wohl aber ohne weiteres hervor, dass sobald auch die innere Organisation mit berücksichtigt wird, nicht der geringste Zweifel darüber herrschen kann, wie die Gattungen zu umgrenzen sind, und dass *Diplocotyle* und *Bothrimonus* als zwei verschiedene Genera aufgefasst werden müssen. Es hat sich aber ferner herausgestellt, dass »*Diplocotyle*» *rudolphii* Monticelli in keine der drei von Lühe anerkannten und jetzt, wie ich glaube,

befriedigend umgrenzten Cyathocephalinen-Gattungen eingereiht werden kann, aus welchem Grunde ich für diese Art die neue Gattung *Didymobothrium* aufgestellt habe. Wie nun die gegenseitige Verwandtschaft dieser vier Gattungen aufzufassen ist, werde ich weiter unten näher besprechen; hier sei nur kurz bemerkt, dass meiner Ansicht nach die Gattungen *Diplocotyle*, *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* eine Entwicklungsreihe repräsentieren, in der *Diplocotyle* als die ursprünglichste, *Cyathocephalus* als die weitentwickeltste zu betrachten ist; *Didymobothrium* dürfte dagegen einen von *Diplocotyle*-ähnlichen Formen ausgegangenen Seitenzweig darstellen, dessen Entwicklung zum Teil in anderer Richtung gegangen ist. Aus diesem Grunde sowie wegen unserer mangelhaften Kenntnis dieser interessanten Form kann ich mich aber hier auf diese kurze Besprechung ihrer systematischen Stellung beschränken.

Wie die Cyathocephalinen, so stellen auch die Caryophyllaeinen, wie fast allgemein angenommen [nur Lönnberg (1897) scheint einer anderen Meinung zu sein] einen in verwandtschaftlicher Hinsicht unleugbar einheitlichen Formenkreis dar, der bisher nur durch die zwei Gattungen *Caryophyllaeus* und *Archigetes* repräsentiert wurde. Zwei der zur erstgenannten Gattung gezählten Arten habe ich aber sowohl von der typischen Art als auch von einander so abweichend gefunden, dass ihr Beibehalten in dieser Gattung die natürliche Umgrenzung derselben ganz aufheben würde, aus welchem Grunde ich für jede dieser Arten eine neue Gattung aufgestellt habe. Zu diesen vier Gattungen gesellt sich sicherlich, wie oben gesagt, auch die, wenigstens für die systematische Beurteilung noch ungenügend bekannte Gattung *Lytocestus* Cohn.

Die Meinungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Caryophyllaeinen gehen in der Literatur recht weit auseinander; ohne hier auf eine detailliertere historische Übersicht eingehen zu wollen, scheinen mir die wichtigsten Tatsachen in diesem Zusammenhange von gewissem Interesse. Abgesehen davon, dass *Caryophyllaeus* in der ältesten Zeit der helminthologischen Systematik ganz einfach den Trematoden zugerechnet wurde, war ihm, immer wegen seines nur in der Einzahl vorhandenen Genitalapparates, eine gewisse Sonderstellung allen Cestoden mit mehreren Genitalkomplexen gegenüber lange zugesichert, wie dies zuerst durch E. Blanchard (1848) geschah. Später führte Monticelli (1892 b) *Caryophyllaeus* und *Archigetes*

mit den Gattungen *Amphilina* und *Gyrocotyle* in eine Gruppe, Cestodaria, zusammen, die er als eine mit den Trematoden und Cestoden gleichwertige Plathelminthenklasse betrachtete, und diese Anordnung wurde später von Braun (in »Bronn») beibehalten, jedoch mit der Veränderung, dass die Cestodarien als erste Unterklasse der Cestoden aufgefasst wurden. Gegen diese systematische Gruppierung bemerkte Lühe (1902 a) mit Fug und Recht, dass *Caryophyllaeus* und *Archigetes* mit den übrigen Cestodarien in keiner näheren verwandtschaftlichen Beziehung stehen, sondern vielmehr sich den Pseudophyllideen und zwar den Lühe'schen Unterfamilien Dibothriocephalinae, Ligulinae und Cyathocephalinae eng anschliessen: in irgend eine nähere Beziehung zu einer dieser drei Unterfamilien wurden sie aber von Lühe nicht gebracht, was aus seinem späteren System (1910) hervorgeht, wo die Caryophyllaeinen als erste, selbständige Familie der Pseudophyllideen angeführt sind. In der allerletzten Zeit wurde aber von Seite v. Janicki's (1918) die Monticelli'sche Auffassung wieder aufgenommen, ein Verfahren, das meiner Ansicht nach für die Cestodensystematik einen gewaltigen Schritt rückwärts bedeutet.

Es hat aber nicht an Versuchen gefehlt, die Caryophyllaeinen in engere Beziehung zu anderen Cestodenformen, und zwar den Cyathocephalinen, zu stellen: so vereinigte schon Batsch (1786) bei seiner Einteilung der Cestoden »*Taenia truncata*» und »*T. laticeps*» in einer eigenen Gruppe, »Taeniae eruciformes», und später hat auch Zschokke (1884) die Ansicht ausgesprochen, dass *Cyathocephalus truncatus* und *Caryophyllaeus laticeps* mit einander verwandt seien, jedoch ohne diese Ansicht näher zu begründen. Der einzige, der, soviel ich weiss, eine nähere Motivierung dieser Auffassung vorgebracht hat, ist Odhner, der zuerst in Vorlesungen an der Universität zu Upsala im Herbste 1911 die schon von Lühe (1902 a, p. 233 Anm. 1.) betonte, für die Cyathocephalinen und Caryophyllaeinen allein charakteristische Verschmelzung der Mündungsabschnitte von Vagina und Uterus als ein in dieser Hinsicht sehr wichtiges Merkmal bezeichnete, und ferner als seine Überzeugung aussprach, dass *Cyathocephalus truncatus* seiner relativ wenigen Genitalkomplexe wegen als ein Glied einer Entwicklungsreihe, die in *Caryophyllaeus* und *Archigetes* gipfelt, anzusehen ist. Auch in einem anderen Zusammenhange hat Odhner (1912) die nahe Verwandtschaft zwischen den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen hervorgehoben, ohne jedoch auf diese Frage näher einzugehen. Dass diese Auffassung nie anerkannt worden ist,

scheint ausschliesslich seinen Grund darin gehabt zu haben, dass die »Monozootie» der Caryophyllaeinen stets als ein Merkmal betrachtet wurde, das diesen Formen eine unanfechtbare Sonderstellung allen »polyzootischen» Cestoden gegenüber unbedingt zusichern musste.

Während meiner Untersuchungen über diese Formen bin ich aber zu der Ansicht gekommen, dass die Auffassung der engen Verwandtschaft zwischen den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen die einzig richtige sein muss, und wie Odhner erblicke ich in der diesen Formen allein zukommenden Eigentümlichkeit, nämlich dass die Mündung der Vagina statt, wie gewöhnlich, der männlichen Geschlechtsöffnung, sich der Uterusmündung eng anschliesst, das wichtigste Argument für diese Auffassung. Diese Übereinstimmung wird aber dadurch noch auffallender, dass die Mündungspartie des Uterus, wenn auch je nach den Kontraktionszuständen mehr oder weniger stark seitlich verschoben, sich stets v o r derjenigen der Vagina befindet. Schon hierin erblicke ich eine Stütze für die Annahme, dass die Übereinstimmung hinsichtlich der engen Beziehung zwischen den Mündungen von Vagina und Uterus keine zufällige ist, sondern auf eine wahre Verwandtschaft zurückgeführt werden muss, aber auch in anderen Organsystemen fehlt es nicht an für diese beiden in Rede stehenden Unterfamilien eigenartigen Organisationsverhältnissen, die dieser Auffassung eine feste Stütze geben. So ist, wie schon im allgemeinen Teil näher besprochen wurde, den Cyathocephalinen und Caryophyllaeinen eine besondere Art von »Rückbildung» des Cirrusbeutels sowie des ganzen Cirrusapparates eigen, die, soviel wir jetzt wissen, keinen anderen Cestoden zukommt. Ferner finden wir nur innerhalb dieser beiden Gruppen eine kräftige Ausbildung der sonst bei den Cestoden (mit Ausnahme der Cestodaria) nur angedeuteten, meistens aber völlig fehlenden Uterinaldrüsen.

Zu diesen anatomischen Merkmalen gesellt sich auch die für *Cyathocephalus* und *Caryophyllaeus* prinzipiell ähnliche, aber von der aller anderen Pseudophyllideen, soweit es uns gegenwärtig bekannt ist, abweichende postembryonale Entwicklungsgeschichte, was zuerst bei mir den Gedanken an die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft zwischen diesen Formen weckte, wie ich schon früher (1918 a) näher ausgeführt habe.

Es scheint mir mit diesen Tatsachen vor Augen nicht mehr möglich, diese Verwandtschaft zu leugnen und die besprochenen Übereinstimmungen, die sich ja auf recht verschiedene und von einander

anscheinend ganz unabhängige Erscheinungen beziehen, als lauter Konvergenzerscheinungen abzufertigen, und dies um so weniger, als man ausserdem hinsichtlich der meisten übrigen Organisationsverhältnisse auffallende Übereinstimmungen zwischen den Repräsentanten der beiden fraglichen Unterfamilien konstatieren kann. Wie eben kurz angedeutet, lassen sich die Cyathocephalinen-Gattungen ihrer Organisation nach in einer Reihe *Diplocotyle*, *Bothrimonus*, *Cyathocephalus* ordnen, zu welcher Reihe die Caryophyllaeinen-Gattungen *Monobothrium*, *Caryophyllaeus*, *Caryophyllaeides* und *Archigetes* in vielen Hinsichten eine mehr oder weniger direkte Fortsetzung bilden, und zwar in folgenden Punkten:

1. Die Mündungsabschnitte von Vagina und Uterus zeigen bei *Diplocotyle* noch nicht die charakteristische Vereinigung, da hier sowohl Vagina als auch Uterus bis zu den Mündungen frei von einander verlaufen und mit eigenen Sphinctermuskeln versehen sind; die Mündungen liegen einander jedoch so nahe, dass sie in gewissen Kontraktionszuständen, wie z. B. in Textfig. 20 unten, nur eine Mündung vortäuschen. Bei *Bothrimonus* finden wir aber schon ein kleines Atrium utero-vaginale, das bei *Cyathocephalus* und *Monobothrium* noch grösser wird und weiter nach innen ragt, ohne jedoch seinen Charakter als Atrium zu verlieren; bei *Caryophyllaeus*, *Caryophyllaeides* und *Archigetes* liegt dagegen der Vereinigungspunkt von Uterus und Vagina so weit nach innen und der gemeinsame Abschnitt ist so eng, dass von einem Ductus utero-vaginalis gesprochen werden muss. Wie die Vereinigung der Mündungsabschnitte vor sich gegangen ist, ist wohl schwer zu sagen; in Anbetracht der grossen Ähnlichkeit zwischen dem erweiterten Mündungsabschnitt der Vagina bei *Diplocotyle olrikii* und dem Atrium utero-vaginale bei *Bothrimonus* und besonders bei *Cyathocephalus* ist sicherlich eher an eine Einmündung des Uterus in die Vagina als an eine Verlötung mit darauffolgender Resorption der Wände der beiden Gänge zu denken, wobei dann die Uterinmündung im Laufe der Entwicklung immer mehr nach innen verschoben wurde; das Atrium bzw. der Ductus wäre dann morphologisch nichts anderes als die Mündungspartie der Vagina. Auch wenn diese Vermutung richtig wäre, scheint sie mir nicht gegen eine Verwendung der hier benutzten Benennungen der gemeinsamen weiblichen Mündungspartie zu sprechen.

2. Betreffs der Ausbildung der Muskulatur des Cirrusapparates ist schon oben p. ff. des näheren auseinandergesetzt, dass eine kontinuierliche Veränderung von den fast »normalen» Verhältnissen bei *Diplocotyle* zu der eigenartigen Organisation bei *Caryophyllaeus* und *Caryophyllaeides* konstatiert werden kann. Gleichzeitig hiemit ist auch eine stetige Grössenzunahme des Cirrusbeutels sowie eine Veränderung seiner Lage zu beobachten; bei *Diplocotyle* und *Bothrimonus* steht er senkrecht zur Körperoberfläche, während seine Längsachse bei *Cyathocephalus*, *Monobothrium* und *Caryophyllaeus* immer mehr schräg nach hinten gerichtet wird, um endlich bei *Caryophyllaeides* und *Archigetes* mit der Längsachse des Körpers zusammenzufallen. Hand in Hand hiemit findet auch eine Annäherung der Cirrusöffnung an die weibliche Geschlechtsöffnung statt, die schon, wenn auch nur angedeutet, bei *Cyathocephalus* beobachtet werden kann. Bei *Monobothrium* liegt sowohl die männliche als auch die weibliche Geschlechtsöffnung am Grunde einer gemeinsamen, seichten Einsenkung, obwohl hier die Mündungen durch den für *Monobothrium* charakteristischen. die männliche Mündung umgebenden Ringwulst von einander getrennt bleiben; bei *Caryophyllaeus* dagegen liegt die Cirrusmündung, und zwar auch hier am Grunde einer seichten Einsenkung, dicht vor der Mündung des Ductus utero-vaginalis. Auch in diesem Punkte zeigen *Caryophyllaeides* und *Archigetes* die extremsten Verhältnisse, indem die männliche Geschlechtsöffnung so weit nach hinten-innen verlagert ist, dass sie in den Ductus utero-vaginalis selbst, und zwar knapp vor der Uterinöffnung, mündet.

3. In der Ausdehnung der Dotterstocksfollikel können wir nun eine weitere Serie feststellen. Bei *Diplocotyle* beschränken sich die Dotterstocksfollikel auf zwei laterale Felder, deren Breite nur etwa 1/4 der Körperbreite ausmacht, während sie bei *Bothrimonus* einen weit grösseren Raum einnehmen, so dass sie jederseits ein medianes Feld von kaum 1/4 der Körperbreite freilassen; bei *Cyathocephalus* umgeben sie die ganze Strobila mantelförmig bis auf kleine Felder um die Genitalöffnungen herum, und bei den Caryophyllaeinen finden wir im Prinzip dieselbe Anordnung wieder, nur mit der Modifikation, dass die Follikel hier ausserdem aus der ganzen Gegend des Germariums und des Uterus infolge der mächtigen räumlichen Ausdehnung dieser Organe verdrängt oder unterdrückt sind;

wie bei den Cyathocephalinen erstrecken sie sich aber auch hier bis zur hintersten Körperspitze.

4. Die Grösse der Eier ist bei *Diplocotyle* und *Bothrimonus* eine verhältnismässig geringe, bei den Caryophyllaeinen aber eine beträchtliche, während die Eier bei *Cyathocephalus* eine mittlere Stellung einnehmen. In ihren Einzelheiten schliesst sich jedoch diese Serie nicht genau den vorher besprochenen an, da die Eier bei *Bothrimonus* durchschnittlich etwas kleiner als bei *Diplocotyle*, bei *Monobothrium* dagegen etwas grösser als bei *Caryophyllaeus* und *Caryophyllaeides* sind; die grössten Eier finden sich aber bei *Archigetes*. Was aber die Grösse des Deckels der Eischale betrifft, so besitzen die Eier der *Diplocotyle*-Arten einen auffallend grossen Deckel, die von *Caryophyllaeus* aber einen sowohl absolut als auch relativ sehr kleinen, während die Eier von *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung einnehmen. Leider habe ich wegen des spärlichen Materiales keine Beobachtungen über den Deckel der *Monobothrium*- und *Caryophyllaeides*-Eier anstellen können und für *Archigetes* liegen in dieser Hinsicht keine Angaben vor.

5. Die Uterinaldrüsen sind bei *Diplocotyle* verhältnismässig schwach ausgebildet und bekleiden nur eine relativ kurze Strecke der Uteruswindungen, bei *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* sind sie grösser und von mächtiger Ausdehnung und erreichen bei den Caryophyllaeinen ihre reichste und schönste Entfaltung.

6. Auch die Einzahl von Germarium und der Genitalausführungswege bei den Caryophyllaeinen steht nicht ganz unvermittelt da; die Zahl der Genitalkomplexe ist bei *Diplocotyle* und *Bothrimonus* (und zwar besonders bei der letzteren Gattung) eine recht grosse, bei *Cyathocephalus* aber schon eine wesentlich geringere, indem die Zahl nach Angaben sogar bis nur sechs sinken kann.

7. Die Form des Scolex und die Ausbildung seiner Saugorgane scheint nun auch eine recht schöne, im grossen und ganzen ebenso wie die schon behandelten verlaufende Reihe zu bilden. Dass das unpaare Saugorgan bei *Bothrimonus* sich aus den beiden Bothrien bei *Diplocotyle* durch eine Rückbildung der Scheidewand derselben (der morphologische Scheitel des Scolex) entwickelt hat, steht wohl ausser jedem Zweifel. Ob dagegen das trichterförmige Saugorgan bei *Cyathocephalus* mit Lühe als eine weitere Entwicklung des *Bothrimonus*-Scolex anzusehen ist, kann fraglich sein, scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich. Um so mehr sind wir dagegen meiner

Meinung nach dazu berechtigt, eine fast völlige Identität zwischen den Saugorganen bei *Cyathocephalus* und *Monobothrium* anzunehmen, und zwar so, dass *Monobothrium* in dieser Hinsicht eine weitere Entwicklungsstufe repräsentiert, obwohl hier natürlich leicht nur eine Konvergenzerscheinung vorliegen k a n n. Dass das Vorderende bei *Monobothrium* trichterförmig eingestülpt sein und dabei als effektives Saugorgan funktionieren kann, ist nicht zu bezweifeln (vgl. p. 118). Andrerseits habe ich auch gefunden, dass der Boden des Saugorganes bei *Cyathocephalus* in gewissem Grade vorgestülpt werden kann (wie weit ist natürlich bei konserviertem Materiale unmöglich festzustellen), wodurch die Übereinstimmung noch schlagender wird (Textfig. 32).

Das sonderbare Vorderende bei *Monobothrium* leitet aber nicht nur zu *Cyathocephalus* über, sondern scheint mir auch in seinem ausgestreckten Zustande als Ausgangstypus für die verschiedenartig ausgebildeten Vorderenden sämtlicher übrigen Cyathocephalinen betrachtet werden zu können und zwar so, dass jede Gattung eine für sie typische Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat. Besonders interessant scheint mir die Ähnlichkeit des Vorderendes der beiden *Archigetes*-Arten mit demjenigen bei *Monobothrium*, da wir durch diese Ähnlichkeit eine Erklärung des rätselhaften Vorkommens von Bothrien bei den *Archigetes*-Arten erhalten können. Denn mit Rücksicht auf die Ausbildung der Saugorgane bei den übrigen Caryophyllaeinen sowie bei den Cyathocephalinen liegt unzweifelhaft in dem plötzlichen Auftreten von normalen Pseudophyllideenbothrien bei *Archigetes* etwas Befremdendes. Mit den oben in der Speziesbeschreibung von *Monobothrium wageneri* näher besprochenen Verhältnissen vor Augen, liegt nun aber die Annahme nahe, dass wir in den Bothrien der *Archigetes*-Arten nur eine weitere Vertiefung der dorsal und ventral gelegenen seichten Aushöhlungen des ganz ausgestreckten Vorderendes bei *Monobothrium* zu erblicken haben, eine Annahme, die ausserdem durch den Umstand noch plausibler wird, dass auch bei *Archigetes*, nach Mrázek's Figuren zu urteilen, das die Vertiefungen umgebende Parenchym auffallend muskelarm ist. Die bothrienähnlichen Vertiefungen am Vorderende der *Archigetes*-Arten sind also sicherlich mit den Bothrien anderer Pseudophyllideen nicht direkt homolog, sondern stellen vielmehr, gleich den entsprechenden Bildungen am Pseudoscolex von *Haplobothrium globuliforme*, Neubildungen dar, die uns eine Vorstellung geben können, wie die sicher-

lich einfachsten und primitivsten Saugorgane der Cestoden, die Bothrien, entstanden sind.

8. Was nun endlich die postembryonale Entwicklungsgeschichte der in Rede stehenden Formen betrifft, so können wir zwar in dieser Hinsicht keine vollständige Serie aufstellen, da die Entwicklung von *Diplocotyle* und *Bothrimonus* leider noch gänzlich unbekannt ist. Wie ich aber schon vorher (1918 a) näher diskutiert habe, können *Cyathocephalus*, *Caryophyllaeus* und *Archigetes*, also sämtliche hiehergehörige Formen, welche in Hinsicht auf die postembryonale Entwicklungsgeschichte bekannt sind, im Vergleich mit der sonst für die Pseudophyllideen charakteristischen Entwicklung, als neotenetische Formen betrachtet werden, und zwar so, dass die geschlechtsreifen Stadien der beiden ersten mit dem Plerocercoidstadium, dasjenige von *Archigetes* mit dem Procercoidstadium anderer Pseudophyllideen, verglichen werden können, also auch hier eine gradweise Steigerung, die in *Archigetes* gipfelt. Auf eine nähere Auseinandersetzung dieser Frage brauche ich hier nicht einzugehen, sondern verweise auf meinen oben zitierten Aufsatz; hier möchte ich nur hinzufügen, dass die Untersuchungen der letzten Jahre die Allgemeingültigkeit der Entwicklung vermittels Pro- und Plerocercoidstadien unter den Pseudophyllideen immer mehr bestätigt und somit meine Hypothese (soweit sie ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Diplocotyle* und *Bothrimonus* beurteilt werden kann) eher gestärkt als verringert hat.

Wir haben jetzt die wichtigsten Übereinstimmungen zwischen den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen durchgangen; es fehlt aber auch nicht an Verschiedenheiten. Als die wichtigste muss wohl das Aussehen des Komplexes der inneren weiblichen Genitalleitungswege betrachtet werden. Diese Verschiedenartigkeit scheint mir indessen zum Teil nur scheinbar; beim Vorhandensein nur eines Genitalkomplexes muss dieser natürlich erheblich stärker und zwar wegen des Raumes in der Längsrichtung des Körpers entwickelt sein. Wenn wir nun davon ausgehen, dass die Organisation der Caryophyllaeinen aus derjenigen der Cyathocephalinen hervorgegangen ist, so müssen wir, um einen Vergleich anstellen zu können, uns den Genitalkomplex von z. B. *Cyathocephalus* längsgestreckt vorstellen. Dabei müssen die ersten Uteruswindungen nach hinten gelagert werden und mit ihnen der ganze Komplex der inneren weiblichen Genitalleitungswege sowie die Vagina eine Streckung nach hinten in der Längs-

richtung des Körpers erfahren. Bei einem solchen Verfahren kommen nun aber die inneren weiblichen Genitalleitungswege so zu verlaufen, wie es bei den Caryophyllaeinen der Fall ist. Der einzige Unterschied besteht nur darin, dass bei *Monobothrium* und *Caryophyllaeides* ein scharf abgesetzter Ductus seminalis, bei *Monobothrium* ausserdem auch ein deutlich ausgebildetes Receptaculum seminis fehlt (die näheren Verhältnisse dieser Gänge bei *Archigetes* sind mir leider nicht bekannt). Da nun aber bei *Caryophyllaeus laticeps* auch in diesen Punkten eine völlige Übereinstimmung mit den Cyathocephalinen herrscht, können sicherlich die abweichenden Verhältnisse bei *Monobothrium* und *Caryophyllaeides*, so bemerkenswert sie auch sind, der Fülle von gemeinsamen Organisationseigentümlichkeiten der Cyathocephalinen und Caryophyllaeinen gegenüber nicht gleich schwer ins Gewicht fallen und so die Vermutung einer Verwandtschaft umstossen.

Auch in einem anderen Punkte besteht ein Unterschied zwischen den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen, nämlich betreffs der Lage des Schluckapparates des Germiducts, der bei den Cyathocephalinen dem Vorderrande der Querbrücke des Germariums, bei den Caryophyllaeinen dagegen dem Hinterrande derselben aufsitzt. Diese Verschiebung ist aber sicherlich auf die eben behandelte Nach-hinten-Streckung des gesamten Genitalkomplexes, und somit auch des Germiducts, zurückzuführen und folglich von keiner prinzipiellen Bedeutung. Auch das Schwinden der für die Cyathocephalinen charakteristischen papillenförmigen Erhebung der Querbrücke des Germariums hängt vielleicht hiemit zusammen.

Im männlichen Geschlechtsapparat finden wir ebenfalls einige, wenn auch unwesentlichere Verschiedenheiten. So ist die Lage der Hodenbläschen bei den Caryophyllaeinen vor und nicht seitlich von Germarium, Uterus und Cirrusbeutel auf die mächtige Entwicklung dieser Bildungen zurückzuführen. Dasselbe gilt natürlich auch für die Lage des Vas deferens. Der auffallendste Unterschied im männlichen Geschlechtsapparat liegt wohl darin, dass die bei den Cyathocephalinen stets vorhandenen und gut ausgebildeten Prostatadrüsen bei den Caryophyllaeinen gänzlich fehlen. In Anbetracht der im übrigen vollständigen Übereinstimmung im Bau des Cirrusapparates bei den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen, kann wohl auch diesem Unterschied keine prinzipielle Bedeutung zugesprochen werden; oben p. 55 habe ich versucht, eine, wenn auch vielleicht

schwach begründete Erklärung des Fehlens dieser Drüsen bei den Caryophyllaeinen zu geben.

Auf Grund der eben durchgangenen Tatsachen dürfte die Auffassung der nahen Verwandtschaft zwischen den Cyathocephalinen und den Caryophyllaeinen genügend sicher begründet sein, um das Zusammenführen dieser beiden Unterfamilien in eine Familie zu rechtfertigen; die vorhandenen, oben hervorgehobenen Unterschiede sind den zahlreichen und wichtigen Übereinstimmungen gegenüber von untergeordneter Bedeutung und können nur die Auseinanderhaltung der Unterfamilien motivieren. Ebenso dürfte wohl der fast durchgehende Parallelismus zwischen allen oben angedeuteten morphologischen Typenserien kein zufälliger sein, sondern in groben Zügen den phylogenetischen Entwicklungsverlauf abspiegeln. Es erhebt sich dann die Frage, ob wie vorläufig angenommen, die Cyathocephalinen, und unter ihnen die Gattung *Diplocotyle*, die ursprünglichsten Verhältnisse und somit den Ausgangspunkt der phylogenetischen Serie repräsentieren, oder ob diese Rolle den Caryophyllaeinen zuzuschreiben sei.

Betreffs der primären bzw. sekundären Natur der letztgenannten Formen sind in der Literatur die Meinungen geteilt gewesen. Was erstens *Archigetes* betrifft, so wurde ja diese Form schon von seinem Entdecker als »eine geschlechtsreife Cestodenamme» bezeichnet und dadurch als wenigstens in dieser Hinsicht sekundäre Form gestempelt, eine Ansicht, die fast allgemeine Anerkennung gefunden hat: so viel ich weiss ist eine entgegengesetzte Auffassung nur von Rosen (1919) ausgesprochen, der wegen des Parasitierens in einem Evertebraten, gleich gewissen parasitischen Turbellarien, besonders *Fecampia*, in *Archigetes* die Urform aller Cestoden erblicken will. Betreffs *Caryophyllaeus* lag es ja nahe auf der Hand, ihn wegen seines nur in der Einzahl vorhandenen Genitalapparates als eine primitive Form zu betrachten, eine Auffassung, die wohl die fast allgemein herrschende gewesen ist. Eine nähere Begründung dieser Auffassung auf Grund gewisser Züge der Organisation wurde z. B. von Will (1893) versucht: für die »Monozootie» als primäre Erscheinung sprach sich Lönnberg (1897), allerdings nicht ohne gewisse Reservation aus, während andere Forscher, wie z. B. Claus und Spengel die entgegengesetzte Ansicht vertraten. Lühe, der die von Will vorgeführten Gesichtspunkte einer eingehenderen Kritik unterworfen hat

(1902 a), findet diese für die primitive Natur von *Caryophyllaeus* nicht genügend beweiskräftig: nur *Archigetes* gegenüber ist nach ihm *Caryophyllaeus* als eine ursprünglichere Form zu betrachten. »Die Frage ›ob die Caryophyllaeiden auch im Vergleich zu den Bothriocephaliden als 'primitiv' zu bezeichnen sind, oder ob sie vielmehr secundär vereinfachte Formen vorstellen, ist jedoch zur Zeit meiner Ansicht nach noch nicht spruchreif« (Lühe 1902 a).

Mit dem Vorbringen des oben gegebenen Tatsachenmateriales über die Organisation der Cyathocephalinen und Caryophyllaeinen sind wir wohl aber jetzt so weit gekommen, dass eine Diskussion dieser Frage nicht mehr im Gebiet der ungewissen Vermutungen zu bleiben braucht, sondern auf festerem Grunde geführt werden kann. Wir kehren also zu der eben aufgestellten Frage zurück, in welcher Richtung die Entwicklung innerhalb der Serie *Diplocotyle-Archigetes* gegangen sein kann. Beim Durchgehen der oben skizzierten morphologischen Typenserien können wir sofort konstatieren, dass hinsichtlich ihrer Mehrzahl, und zwar derjenigen Serien, die sich auf Grösse des Cirrusbeutels und Ausbildung seiner Muskulatur, die Ausbreitung der Dotterstocksfollikel, die Grösse der Eier und des Deckels der Eischale, die Ausbildung der Uterinaldrüsen sowie die Zahl der Genitalkomplexe beziehen, eine Entwicklung fast ebensogut in der einen als in der anderen Richtung denkbar ist: hiedurch kommen wir also der uns beschäftigenden Frage um keinen Schritt näher. Was dagegen das gegenseitige Verhältnis der Mündungsabschnitte der drei Genitalausführungswege betrifft, so scheint mir nur eine einzige Möglichkeit denkbar: die sehr eigenartigen und komplizierten Verhältnisse bei den Caryophyllaeinen, und zwar besonders bei *Caryophyllaeides* und *Archigetes*, können schwerlich als ursprünglich und somit auch nicht als Ausgangspunkt für eine Entwicklung, die zu den einfachen Verhältnissen bei der Gattung *Diplocotyle* führt, betrachtet werden, während sich andrerseits ein Entwicklungsgang, wie der oben angenommene, von den einfachen und mit denjenigen bei den übrigen Cestoden viel mehr übereinstimmenden Verhältnissen bis zu den für die Caryophyllaeinen charakteristischen sehr gut denken lässt und, soviel ich sehen kann, nichts befremdendes bietet. Schon dieser Umstand allein scheint mir für die vorliegende Frage entscheidend zu sein. Hiezu kommt nun aber ferner, dass betreffs der Saugorgane eine Entwicklung von den Verhältnissen bei den Caryophyllaeinen über *Cyathocephalus* und *Bo-*

thrimonus bis zu *Diplocotyle* viel weniger plausibel scheint als eine Entwicklung in umgekehrter Richtung; diese Tatsache, die an und für sich nicht so schwerwiegend sein kann, gewinnt, mit den eben besprochenen Verhältnissen zusammengestellt, unzweifelhaft an Beweiskraft. Endlich dürften wohl auch die postembryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Cyathocephalus*, *Caryophyllaeus* und *Archigetes* am besten so gedeutet werden, dass die betreffenden Formen in dieser Hinsicht den übrigen Pseudophyllideen gegenüber als sekundär vereinfacht aufzufassen sind, wie dies für *Archigetes* schon längst und fast allgemein angenommen wurde. Ein wichtiges Moment scheint mir hiebei der Umstand zu sein, dass es sich hier um Süsswasserformen handelt, bei welchen man bei einfacher Entwicklung per analogiam eher mit sekundär vereinfachten als mit primären Verhältnissen rechnen muss.

Ich muss also als meine Ansicht aussprechen, dass die Cyathocephalinen und die Caryophyllaeinen eine einheitliche Entwicklungsrichtung repräsentieren, und zwar so, dass die Caryophyllaeinen sich aus den Cyathocephalinen in oben angedeuteter Weise entwickelt haben. Hiemit wäre natürlich nicht gesagt, dass die hier erwähnten Gattungen in allen Punkten eine kontinuierliche phylogenetische Serie bilden; für die Cyathocephalinen könnte dies, soweit es auf die Gattungen *Diplocotyle*, *Bothrimonus* und *Cyathocephalus* ankommt, einigermassen, wenigstens vorläufig, gelten, für die Caryophyllaeinen dagegen gar nicht. Jede der hier behandelten Caryophyllaeinen-Gattungen repräsentiert vielmehr eine etwas divergierende Entwicklungsrichtung, was besonders in der Form des Vorderendes und in den gegenseitigen Verhältnissen der drei Genitalpori seinen Ausdruck erhält. Dass hiebei aber die Gattung *Monobothrium* der hypothetischen gemeinsamen Stammform im grossen und ganzen am nächsten steht, während *Archigetes* und wahrscheinlich auch *Caryophyllaeides* sich davon am weitesten entfernt haben, scheint mir schon jetzt sehr wahrscheinlich; im übrigen will ich auf die mutmasslichen Beziehungen der verschiedenen Caryophyllaeinen-Gattungen zu einander nicht näher eingehen, weil die jetzt bekannten Formen allzu wenige sind um einer derartigen Diskussion das nötige Tatsachenmaterial geben zu können. Meiner Meinung nach sind wir aber nun so weit gekommen, dass die Entdeckung jeder neuen Caryophyllaeinenform (und hiezu rechne ich auch zuverlässige Neubeschreibungen der gegenwärtig als species inquiren-

dae zu bezeichnenden amerikanischen »*Monobothrium*«-Arten), sowie Neubeschreibungen von *Lytocestus* und in gewissem Grade auch der *Archigetes*-Arten sehr wichtige Beiträge zur Lösung dieser interessanten Frage liefern können.

Das Resultat der obigen Diskussion über die Cyathocephaliden kann also folgendermassen zusammengefasst werden:

Die beiden Unterfamilien Cyathocephalinae und Caryophyllaeinae sind ohne Zweifel mit einander sehr nahe verwandt und bilden zusammen eine schärf umgrenzte, natürliche Familie. Und ferner:

Die Caryophyllaeinen können nur insofern als primitive Formen gelten, als alle Cyathocephaliden verhältnismässig ursprüngliche Organisationsverhältnisse aufweisen (vgl. oben p. 37) und somit eine primitivere Stellung anderen Cestoden gegenüber einnehmen: im Vergleich mit den Cyathocephalinen müssen die Caryophyllaeinen aber in bezug auf die Einzahl der Genitalkomplexe und die postembryonale Entwicklung als sekundär vereinfachte Süsswasserformen angesehen werden.

Familie Amphicotylidae n. fam.

Subfam. Amphicotylinae (Lühe).

Pseudophyllideen mit nie besonders stark ausgebildetem, stets unbewaffnetem, mitunter als Scolex deformatus auftretendem Scolex. Mündungen von Cirrus und Vagina randständig, meist mit ausgesprochener Tendenz zu Einseitigkeit. Vas deferens stark gewunden, in einen proximalen, dünnwandigeren und weitlumigen und einen distalen, dickwandigeren und engen Abschnitt gesondert; eine Vesicula seminalis externa fehlt. Cirrusbeutel von »normalem« Typus. Eine eigentliche Cirrusbewaffnung fehlt, die Cuticula des Cirrus jedoch meistens stark zerklüftet. Proximaler Teil der Vagina stets ohne Receptaculum seminis und scharf abgesetzten Ductus seminalis. Uterus stets sackförmig ausgebildet mit stark rudimentärer Mündung. Eier wahrscheinlich stets ungedeckelt, die Embryonalentwicklung findet im Uterus statt. — Geschlechtsreif im Darm von Fischen. Entwicklung meistens unbekannt.

I. Unterfamilie **Amphicotylinae** Lühe e. p.

Amphicotyliden mit deutlich ausgebildetem Scolex mit Scheitelplatte. Strobila ohne Proliferationszone und Proglottidenbildung, craspedot und wahrscheinlich anapolytisch. Poraler Längsnervenstamm stets dorsal von Cirrus und Vagina verlaufend. Ductus ejaculatorius nicht besonders muskulös, Cirrus stets vom Ductus ejaculatorius scharf abgegrenzt mit in kleine Papillen zerklüfteter Cuticula. Vagina in einen proximalen, dickwandigen, englumigen und einen distalen dünnwandigeren und weitlumigeren Abschnitt gesondert, welch letzterer meistens an der Mündung sowie an der Grenze des proximalen Abschnittes stärker erweitert zu sein pflegt; Sphincter vaginae fehlt. Innere weibliche Genitalleitungswege h i n t e r dem Germarium: Vagina und Dottergang von der poralen Seite in den Befruchtungsgang einmündend. Dotterstocksfollikel ausschliesslich oder zum grössten Teil in der Rindenschicht. Mündungsabschnitt des Uterus schon bei beginnender Eiproduktion bis an die Cuticula reichend. — In Teleosteern und Chondroganoiden. Entwicklung zum grössten Teil unbekannt.

1. Gattung **Amphicotyle** Diesing 1864 e. p.

Hinterer Teil der Bothrien durch ein Querseptum saugnapfähnlich abgesondert. Die äusseren Falten der Strobila nur bei jungen Exemplaren den Genitalkomplexen entsprechend; bei älteren Exemplaren kommen durch Auftreten von Sekundärfalten etwa 3—4 Falten auf jeden Genitalkomplex; dorsale bzw. ventrale Längsfurche der Strobila nicht vorhanden. Hodenbläschen zum geringeren Teil ausserhalb der Längsnervenstämme. Cirrusbeutel sehr gross aber nicht besonders muskulös. Eine Vesicula seminalis interna fehlt. Eingestülpter Cirrus verhältnismässig stark gewunden. Vagina hinter dem Cirrus in die kleine Genitalcloake einmündend. Innere weibliche Genitalwege derart verlagert, dass die »Schalendrüsen« etwas ventralwärts zu liegen kommen. Dotterstocksfollikel sehr zahlreich, in mantelförmiger Anordnung ausserhalb der Längsmuskelbündel. Uterus einfach sackförmig, seine Mündung dorsal gelegen.

Typische und bis jetzt einzige Art: *A. heteropleura* Diesing.

Amphicotyle heteropleura Diesing.

Syn.: Betreffs der wichtigsten Synonyme vgl. Lühe 1902 c und Schumacher 1914.

Ausführlichere Beschreibungen: ebenda.

Von dieser interessanten Art habe ich leider kein Untersuchungsmaterial bekommen können, sondern war ausschliesslich auf die oben zitierten Beschreibungen hingewiesen, die anscheinend sehr zuverlässig sind; nur scheint mir in Anbetracht der starken Ausbildung der Dotterstocksfollikel die Angabe, dass die Eier sehr dünnschalig seien, etwas fraglich.

Im Darm von *Centrolophus pompilus* (L.).

2. Gattung **Eubothrium** n. nom.

(= Abothrium Lühe, non P. J. v. Beneden.)

Bothrien einfach. Äussere Falten der Strobila stets den Genitalkomplexen entsprechend, eine dorsale und eine ventrale Längsfurche der Strobila meistens deutlich vorhanden. Hodenbläschen ausschliesslich innerhalb der Längsnervenstämme. Cirrusbeutel nicht auffallend gross oder muskulös. Vagina ∽-förmig, vor dem Cirrusbeutel in die meist tiefe aber enge Genitalcloake einmündend. Befruchtungsgang dorsalwärts verlaufend, »Schalendrüsen« dorsal gelegen. Dotterstocksfollikel für jeden Genitalkomplex in zwei halbkreisförmigen, lateralen Feldern. Mündung des Uterus ventral.

Typische Art: *E. rugosum* (Batsch).

Weitere Arten: *E. parvum* n. sp., *fragile* (Rudolphi), *crassum* (Bloch), *crassoides* n. sp., *salvelini* (Schrank), *arcticum* n. sp.

Anm.: Lühe hat die Amphicotylinen aus *Clupea finta*, aus den Salmoniden sowie aus *Lota* mit dem Gattungsnamen *Abothrium* belegt, da er die von P. J. v. Beneden aufgestellte Art *Abothrium gadi* als mit der Form aus *Lota* identisch betrachtete. Wie aus den folgenden Beschreibungen hervorgeht, sind aber diese Formen nicht nur der Art nach verschieden, sondern müssen auch als Repräsentanten verschiedener Gattungen betrachtet werden, wobei der Gattungsnamen *Abothrium* natürlich der von v. Beneden benannten Art vorbehalten werden muss. Für die Lühe'sche Gattung ist folglich eine Namensänderung notwendig: ich schlage hiemit den Namen *Eubothrium* vor und wähle als typische Art *E. rugosum* (Batsch).

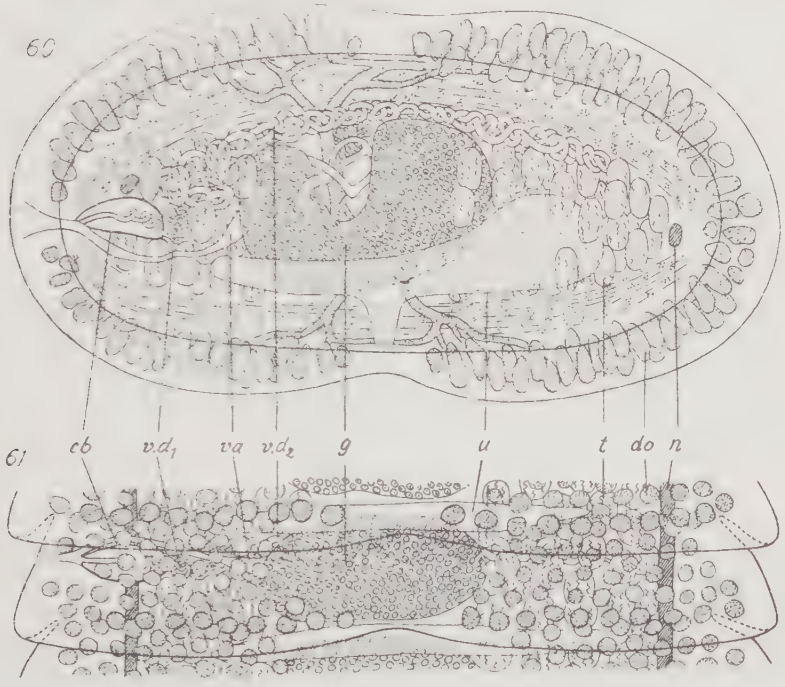
Eubothrium parvum n. sp.
(Textfig. 58—62).

Material: Einige Strobilafragmente, darunter drei scolex tragende (Kr. M.).

Die Strobila scheint verhältnismässig klein zu sein; nach den mir vorliegenden Fragmenten zu urteilen überschreitet ihre Totallänge wahrscheinlich nicht 50 mm. Die grösste Breite beträgt 3 mm bei einem dorsoventralen Durchmesser von etwa 1,5 mm.

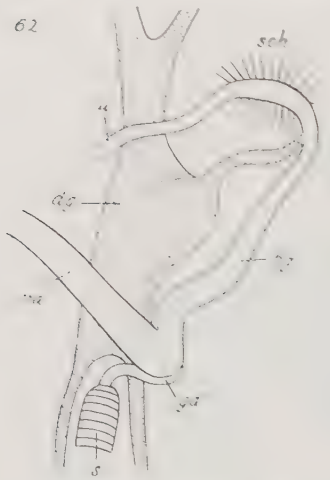
Der Scolex ist klein, rundlich, mit tiefen Bothrien und nur schwach ausgebildeter, dorsal oder ventral gesehen ein wenig konkaver Scheitelplatte; die Länge des Scolex beträgt 0,55—0,58 mm bei einer Breite von 0,55—0,60 mm und einer Dicke über den Hinterrand der Bothrien von 0,60—0,65 mm; die Scheitelplatte ist 0,25—0,28 mm breit und fast gleich dick.

Eubothrium parvum n. sp.
Textfig. 58 und 59. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24 ×



Eubothrium parvum n. sp.
Textfig. 60. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 61. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 ×.

Die Hodenbläschen liegen in zwei von einander scharf getrennten seitlichen Feldern; ihre Zahl ist verhältnismässig gross und ihrer Form nach sind sie ellipsoidisch mit dem grössten Durchmesser, bis etwa 0,12 mm betragend, in dorsoventraler Richtung. Vas deferens fast bis zum aporalen Längsnervenstamm reichend; Ausdehnung seines distalen Abschnittes geringer als die Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist eiförmig, distal ein wenig verjüngt und reicht nach innen weit über den poralen Längsnervenstamm hinein; seine Länge beträgt 0,21—0,25 mm bei einem grössten Durchmesser von 0,09—0,10 mm. Eine Vesicula seminalis interna fehlt. Eingestülpter Cirrus schwach gewunden.



Eubothrium parvum n. sp.

Textfig. 62. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Das Germarium ist nierenförmig, ungelappt, aus der Medianlinie ein wenig poral verschoben, dorsoventral fast die ganze Markschicht erfüllend; seine Breite beträgt 0,57—0,77 mm oder etwa 1/3 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser 0,33—0,40 mm. Die Dotterstocksfollikel sind zahlreich und sehr gross, ausschliesslich ausserhalb der Längsmuskelbündel, median nur ein kleines Feld dorsal und ventral freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe weniger deutlich von einander gesondert. Uterus in reifen Genitalkomplexen einfach sackförmig oder mit schwachen Ausbuchtungen. Eier verhältnismässig dickschalig.

Im Darm von *Mallotus villosus* (O. F. Müll.) (Norwegen, Lyngenfjord, Juni 1898).

Eubothrium fragile (Rudolphi).

(Textfig. 63—67).

Syn.: *Taenia fragilis* Rudolphi 1802.

Bothriocephalus fragilis Rudolphi 1810, 1819, Olfers 1816, F. S. Leuckart 1820, Nitsch 1824, Blainville 1828, v. Siebold 1837, Dujardin 1845, Gurlt 1845, Creplin 1846 e. p., Baird 1853, v. Linstow 1878 a. e. p., 1889, Stossich 1887, Zschokke 1890, 1891, Matz 1892, Mühling 1898, Hofer 1906, Southwell 1913.

Botryocephalus fragilis Oken 1815.

?*Ligula simplicissima* Fuhlrott 1847, Creplin 1851.

Dibothrium fragile Diesing 1850-51 e. p., 1863 e. p.

Bothriotaenia fragilis R. Blanchard 1894, Ariola 1896, 1900 a e. p., c e. p. Riggenbach 1896.

Abothrium fragile Lühe 1899 a, b, 1900 c, 1910, Spengel 1905, Schumacher 1914.

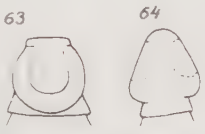
Anm.: Die von Fuhlrott erwähnte *Ligula simplicissima* aus den Eingeweiden von *Clupea alosa* gehört wahrscheinlich hieher, dagegen sind die von Creplin 1846, Diesing 1850-51, 1863, v. Linstow 1878 a und Ariola 1900 a, c, als *Bothriocephalus* (bzw. *Dibothrium* und *Bothriotaenia*) *fragilis* aus *Cyclopterus lumpus* bezeichnete Pseudophyllideen auf diese Art sicherlich nicht beziehbar.

Ausführlichere Beschreibung: Lühe 1900 c.

Material: Ausser vier, von Creplin im Jahre 1860 eingesammelten Spiritusexemplaren (K. M.) besitze ich einige gut konservierte, sublimatgeschüttelte Exemplare (südliche Ostsee 9. IX. 1921, ipse leg.), die für die folgende Beschreibung benutzt wurden.

Die Länge der Strobila wird bis zu 200 mm bei einer Breite von etwa 2,35 mm und einer Dicke von 0,53 mm angegeben; selbst habe ich von dieser fragilen Art keine vollständige Strobila erhalten, die Angaben über Breite und Dicke stimmen aber mit den mir vorliegenden Exemplaren gut überein.

Der Scolex ist klein mit mässig tiefen Bothrien und schwach ausgebildeter Scheitelplatte: die Länge des Scolex schwankt je nach der Kontraktion zwischen 0,33 und 0,59 mm bei einer Breite von 0,38—0,57 mm und einem dorsoventralen Durchmesser über den Hinterrand der Bothrien von 0,35—0,40 mm; die Scheitelplatte ist 0,20—0,26 mm breit und 0,16—0,18 mm dick.



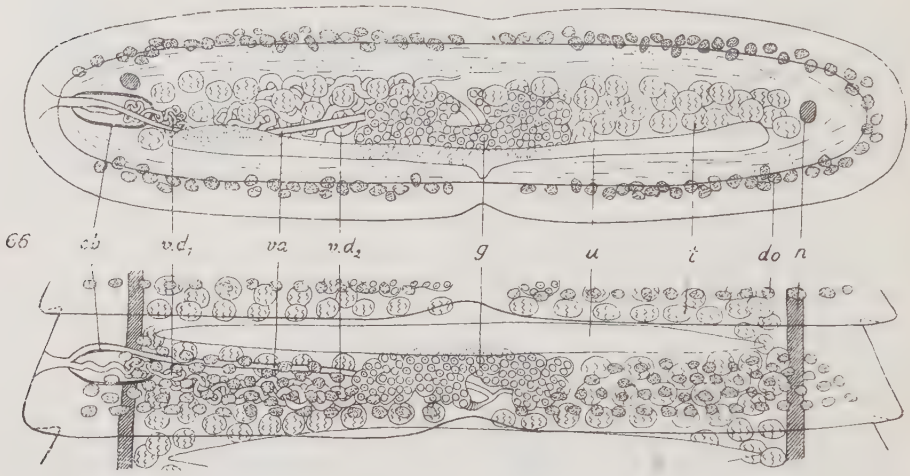
Eubothrium fragile (Rud.).

Textfig. 63 und 64. Scolex in Flächen-bzw. Seitenansicht. Etwa 24×.

Die seitlichen Felder der Hodenbläschen durch eine einfache Reihe von Follikeln zwischen den Genitalkomplexen mit einander verbunden; ihre Zahl ist verhältnismässig gering und ihrer Form nach sind sie rundlich, bis etwa 0,09 mm im Durchmesser. Vas deferens etwa bis zur Medianlinie der Strobila reichend: Ausdehnung seines distalen Abschnittes etwa gleich der Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist länglich eiförmig und reicht nach innen weit über den poralen Längsnervenstamm hinein: seine Länge beträgt 0,20—0,23 mm bei einem grössten

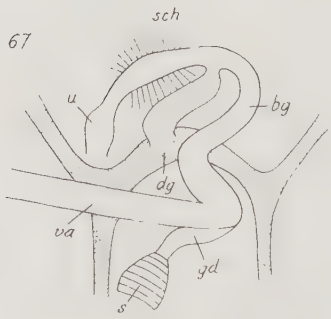
Durchmesser von 0,07—0,08 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius oft aufgetrieben, eine konstante Vesicula seminalis interna scheint indessen zu fehlen. Eingestülpter Cirrus schwach gewunden.

65



Eubothrium fragile (Rud.).

Textfig. 65. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 66. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 .



Eubothrium fragile (Rud.).

Textfig. 67. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

Das Germarium ist nierenförmig, fein gelappt und median gelegen; dorsoventral füllt es die Markschicht fast ganz aus; seine Breite beträgt 0,41—0,49 mm oder etwa 1/4 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser 0,16—0,19 mm. Die Dotterstocksfollikel sind zahlreich und sehr klein, zum allergrössten Teil ausserhalb der Längsmuskelbündel, nur einzelne Follikel zwischen den äussersten Bündeln, median nur ein sehr kleines Feld dorsal und ventral freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Uterus einfach sackförmig.

In den Appendices pyloricae von *Clupea finta* (Cuv.).

Eubothrium crassum (Bloch).

(Textfig. 68—72).

Syn.: *Taenia crassa* Bloch 1779 e. p.

Taenia salmonis O. F. Müller 1780, 1782, Gmelin 1790, Bosc 1802.

Taenia tetragonoceps Pallas 1781 e. p., Batsch 1786 e. p.

Taenia capite truncato Bloch 1782 e. p., Retzius 1786 e. p.

Der runzlichte Fischbandwurm Goeze 1782 e. p.

Taenia proboscis suilla Goeze 1782.

Taenia proboscidea Batsch 1786, Schrank 1788, Rudolphi 1802.

Taenia trutta Schrank 1803.

Rhytis proposcidea Zeder 1803.

Bothriocephalus proboscideus Rudolphi 1810, 1819, Olfers 1816, F. S. Leuckart 1820, Nitsch 1824, Blainville 1828, v. Siebold 1837, 1838, Fischer de Waldheim 1840, Bellingham 1844, Dujardin 1845, Gurlt 1845, E. Blanchard 1848, 1849, Baird 1853, Cobbold 1864, McIntosh 1864, Knoch 1866, 1870, Olsson 1867 e. p., 1893 e. p., Metschnikow 1869, P. J. v. Beneden 1871 e. p., Willemoes-Suhm 1873, Zograf 1877, Steudener 1877, v. Linstow 1878 a e. p., Moniez 1881, Zernecke 1895, Hofer 1906 e. p., Scott 1909, Southwell 1913.

Bothriocephalus salmonis eriocis Rudolphi 1810, F. S. Leuckart 1820.

Botryocephalus proboscideus Oken 1815, Lamarck 1816.

Bothriocephalus eriocis Rudolphi 1819, F. S. Leuckart 1820, Diesing 1850-51, v. Linstow 1878 a, Matz 1892.

Bothriocephalus infundibuliformis Bellingham 1844, Baird 1853, v. Linstow 1878 a e. p., 1901, 1903 b e. p., Fraipont 1881, Zschokke 1884 e. p., 1890, 1891, 1896, R. Leuckart 1887, Braun 1892, Matz 1892, Mühling 1898, Condorelli 1898 e. p., Lühe 1899 b, Tosh 1905, Hofer 1906 e. p., ?Ward 1910, Southwell 1913.

Dibothrium proboscideum Diesing 1850-51, 1854, 1863, Knoch 1866, Giebel 1866, Grimm 1871 a e. p., Hering 1872, Bertolus 1876.

Dibothrium infundibuliforme Diesing 1863, ?Linton 1898 e. p.

Bothryocephalus infundibuliformis Fraipont 1880.

Bothriocephalus suecicus Lönnberg 1889 a.

Bothriotaenia infundibuliformis R. Blanchard 1894, Ariola 1896, 1899, Riggenbach 1896, ?Ward 1912.

Bothriotaenia suecicus R. Blanchard 1894.

Abothrium crassum Lühe 1899 a e. p., b e. p., 1900 c e. p., 1910 e. p., Zschokke 1903 b, Spengel 1905 e. p., ?Ward 1910, Cheloner 1913, Zschokke und Heitz 1914 e. p. ?Southwell 1916, Jääskeläinen 1921 e. p.

Bothriotaenia proboscidea Ariola 1900 a e. p., c e. p., C. Schneider 1902 c. d, 1903, ?Levander 1909, Southwell 1913.

Abothrium rugosum Zschokke 1903 a e. p.

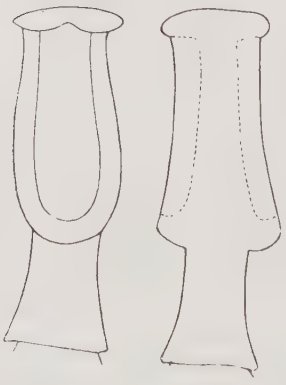
Abothrium infundibuliforme Nufer 1905 e. p

Bothriocephalus angustatus Shipley 1905.

Bothriocephalus suecicus Hofer 1906.

Dibothriocephalus infundibuliformis Fiebiger 1912.
Bothriocephalus succicus Southwell 1913.
Bothriocephalus eriosis Southwell 1913.
Abothrium infundibuliformis Rosen 1918.

Anm.: Auf Grund des Durchmusterns eines verhältnismässig reichhaltigen Materiales bin ich zu der Ansicht gekommen, dass die von Zschokke zusammengeschlagenen zwei Salmoniden-Pseudophyllideen der älteren Helminthologen doch am Ende zwei anatomisch verschiedene Arten ausmachen, von denen die eine ausschliesslich in *Salmo salar* und *S. trutta* zu finden ist, während die andere anscheinend ausschliesslich in *Salmo alpinus* sowie in den übrigen Salmoniden des süssen Wassers (*Coregonus*, *Thymallus*, *Osmerus*) parasitiert. Für die erstere Art ist wohl der von Bloch 1779 gegebene Speziesnamen zu verwenden, weil sich die Beschreibung Bloch's sicherlich nur auf den Parasiten des Lachses bezieht. Da eine Nachprüfung des den älteren Literaturangaben zu Grunde liegenden Materiales in den meisten Fällen natürlich unmöglich zu bewerkstelligen ist, habe ich beim Zusammenstellen der Synonyme ausschliesslich die Angaben der Wirtstiere benutzen können, was mir, wie gesagt, für eine sichere Bestimmung hinreichend zu sein scheint. Obgleich ich bis jetzt keine Belege dafür habe, muss ich hiezu bemerken, dass man mit der Möglichkeit zu rechnen hat, dass die reinen Süsswasserformen von *S. salar* und *S. trutta* als Wirte der zweiten Art, die ich *E. salvelini* (Schrank) benenne, fungieren könnten, und dass aus diesem Grunde einige der obigen Synonyme auch weniger sicher sein könnten. Ob die Parasiten aus *Salmo sebago*, *Salvelinus malma*, *Christivomer namaycush*, *Onchorhynchus nerca* und *O. keta* (Linton 1898, Ward 1910, 1912, Zschokke und Heitz 1914, Southwell 1916) hieher gehören, scheint mir noch durchaus unerwiesen, aus welchem Grunde ich sie oben mit Fragezeichen angeführt habe; dasselbe gilt auch für die von Levander (1909) erwähnten Larvenformen.



Eubothrium crassum (Bloch). Textfig. 68 und 69. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24×.

Material: Von dieser Art liegt mir ein reiches Material vor, teils aus verschiedenen Museen (G. M., K. M., Kr. M., R. M., U. M.) stammend, teils von mir selbst eingesammelt.

Die Strobilalänge der mir vorliegenden Exemplare schwankt zwischen 120 und 600 mm bei einer grössten Breite von 2,5—6 mm und einer Dicke von 1—2 mm.

Der Scolex ist gross mit verhältnismässig flachen Bothrien und deutlich abgesetzter Scheitelplatte; die Länge des Scolex beträgt bei grösseren Exemplaren etwa 1,1—1,3 mm bei einer Breite von 0,50—0,66 mm und einem dorsoventralen Durchmesser über

Eubothrium crassum (BLOCH).

Textfig. 70. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 71. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60

den Hinterrand der Bothrien von 0,67—0,85 mm; die Scheitelplatte ist 0,50—0,60 mm breit und 0,42—0,50 mm dick.

Die seitlichen Felder der Hodenbläschen sind durch eine einfache Reihe von Follikeln zwischen den Genitalkomplexen mit einander verbunden; ihre Zahl ist verhältnismässig gross und ihrer Form nach sind sie rundlich bis ellipsoidisch mit dem grössten Durchmesser, etwa 0,09—0,18 mm betragend, in dorsoventraler Richtung. Vas deferens fast bis zur Medianlinie der Strobila reichend; Ausdehnung seines distalen Abschnittes im allgemeinen grösser als die Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist eiförmig, distal oft ein wenig verjüngt, und reicht nach innen im allgemeinen knapp bis zum poralen Längsnervenstamm hinein; seine Länge scheint recht grossen Schwankungen unterworfen zu sein; nach meinem Materiale beträgt sie 0,13—0,24 mm bei einem grössten Durchmesser von 0,07—0,11 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius oft aufgetrieben, eine konstante Vesicula seminalis interna scheint aber zu fehlen. Eingestülpter Cirrus schwach gewunden.

Textfig. 72. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

Das Germarium ist recht stark gelappt und aus der Medianlinie ein wenig poral verschoben; dorsoventral füllt es oft die Markschicht nicht ganz aus; seine Breite beträgt etwa 0,57—0,82 mm oder etwa 1/3 1/5 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser etwa 0,16—0,31 mm. Die Dotterstocksfollikel sind zahlreich, von mässiger Grösse, zum grösseren Teil ausserhalb der Längsmuskelbündel, zum kleineren Teil zwischen denselben, median nur ein kleines Feld dorsal und ventral freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Uterus einfach sackförmig oder mit nur sehr kleinen Ausbuchtungen.

In den Appendices pyloricae von *Salmo salar* L. und *S. trutta* L.

Als Larven dieser Art ist eine Reihe von Plerocercoidlarven aus verschiedenen Fischen erwähnt worden, mit wie viel Recht ist

jedoch noch sehr schwer zu entscheiden. Nach Rosen (1918) entwickelt sich aber das Procercoidstadium in *Cyclops strenuus* und *C. serrulatus*, während das Plerocercoidstadium in *Perca fluviatilis* zu finden ist. Diese Tatsache ist insofern von grossem Interesse, als damit festgestellt wird, dass die Entwicklung mit einem Procercoidstadium in Cyclopiden und einem Plerocercoidstadium in Knochenfischen nicht nur für die Dibothriocephaliden und Triaenophoriden, also Formen mit bewimperten Embryonen, charakteristisch ist, sondern auch bei den mit unbewimperten Embryonen versehenen Amphicotyliden vorkommt und somit als die, für die ganze Ordnung typische, postembryonale Entwicklung angesehen werden kann.

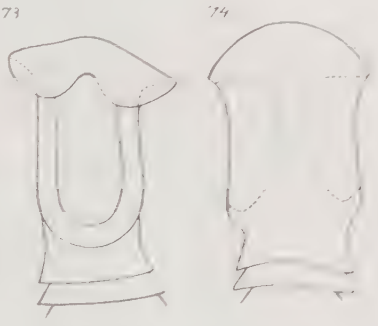
Eubothrium crassoides n. sp.

(Textfig. 73—77).

Material: Zahlreiche Strobilafragmente, davon vier mit Scolex, die meisten noch nicht geschlechtsreif (U. M.).

Die Länge der Strobila unbestimmbar, scheint jedoch wenigstens 300—400 mm zu betragen: die grösste Breite beträgt 4 mm bei einer Dicke von etwa 2 mm.

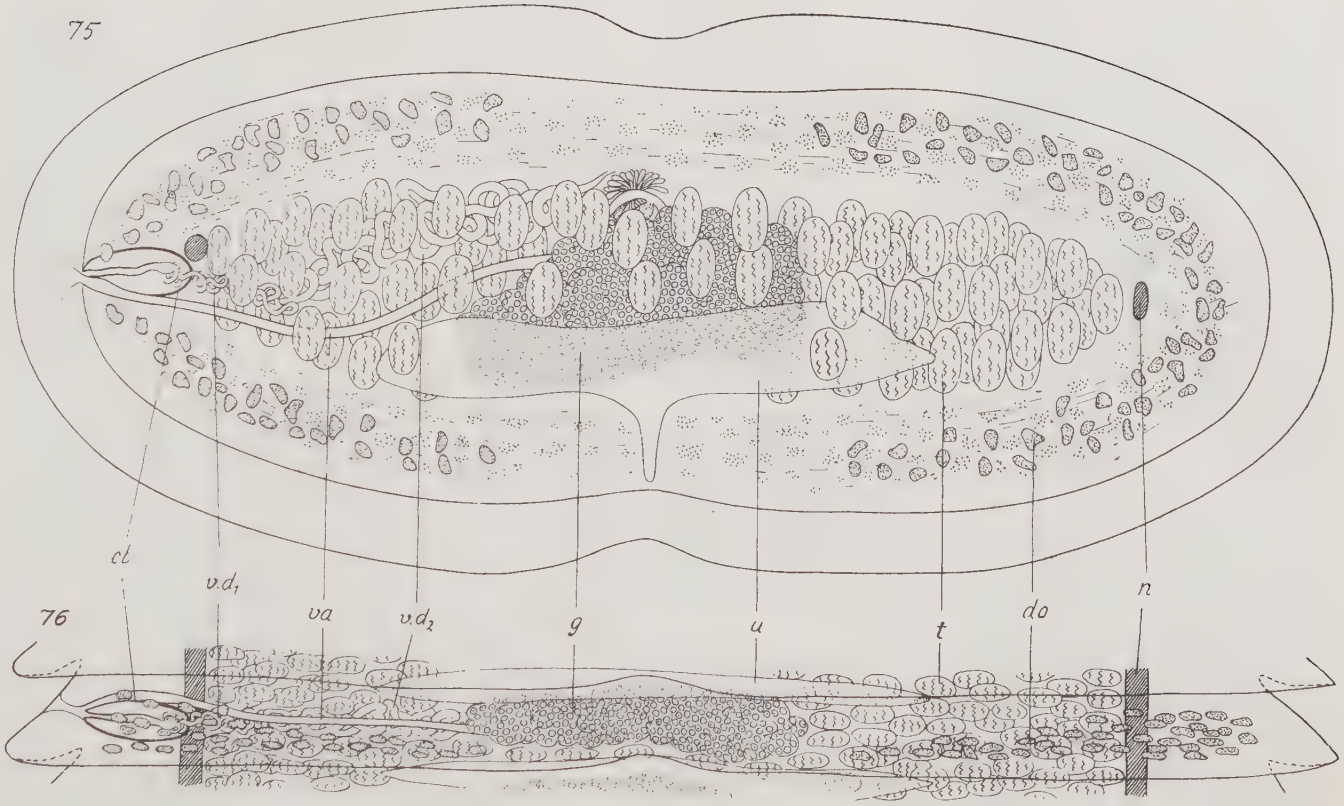
Der Scolex ist gross mit mässig tiefen Bothrien und sehr stark entwickelter Scheitelplatte: die Länge des Scolex beträgt 1—1,2 mm bei einer Breite von 0,50—0,66 mm und einem dorsoventrale Durchmesser über den Hinterrand der Bothrien von 0,54—0,74 mm; die Scheitelplatte ist 0,74—0,87 mm breit und 0,58—0,87 mm dick.



Eubothrium crassoides n. sp.

Textfig. 73 und 74. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24

Die seitlichen Felder der Hodenbläschen durch eine einfache Reihe von Follikeln zwischen den Genitalkomplexen mit einander verbunden; ihre Zahl ist verhältnismässig gross und ihrer Form nach sind sie elliptisch mit dem grössten Durchmesser, bis 0,16 mm betragend, in dorsoventraler Richtung. Vas deferens bis zur Medianlinie der Strobila reichend: Ausdehnung seines distalen Abschnittes

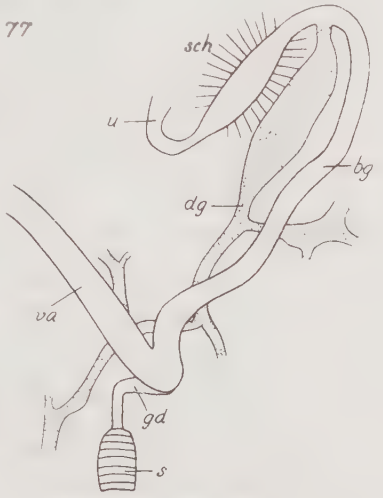


Eubothrium crassoides n. sp.

Textfig. 75. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 76. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 .

etwa gleich der Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist länglich eiförmig und reicht nach innen bis zum poralen Längsnervenstamm hinein; seine Länge beträgt 0,20—0,26 mm bei einem grössten Durchmesser von 0,08—0,10 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius meistens ein wenig aufgetrieben, eine konstant auftretende Vesicula seminalis interna scheint aber zu fehlen. Eingestülpter Cirrus schwach gewunden.

Das Germarium ist recht stark gelappt und aus der Medianlinie ein wenig poral verschoben; dorsoventral füllt es die Markschicht fast ganz aus; seine Breite beträgt etwa 0,8—0,9 mm oder etwas mehr als 1/4 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser etwa 0,4—0,5 mm. Die Dotterstocksfollikel sind weniger zahlreich und klein, ausschliesslich zwischen den Längsmuskelbündeln, median ein dorsales und ventrales Feld von etwa 1/4 der Strobilabreite freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Reife Uterusproglottiden waren nicht vorhanden.



Eubothrium crassoides n. sp.

Textfig. 77. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Im Darm von *Acipenser stellatus* (Russland, Astrachan 11. und 13. IV. 1899: Transkaspien, Kulali 22. IV. 1899. Lönnberg leg.).

Eubothrium salvelini (Schrank).

(Textfig. 78—82).

Syn.: *Taenia crassa* Bloch 1779 e. p.
Taenia scorpii Fabricius 1780 e. p.
Taenia tetragonoceps Pallas 1781 e. p., Batsch 1786 e. p.
Taenia capite truncato Bloch 1782 e. p., Retzius 1786 e. p.
Taenia salvelini Schrank 1790, 1793, 1803.
Rhytis salvelini Zeder 1803.
Bothriocephalus infundibuliformis Rudolphi 1810, 1819, Olfers 1816, F. S. Leuckart 1820, Nitsch 1824, Blainville 1828, v. Siebold 1837.

Dujardin 1845, Gurlt 1845, Creplin 1851, Willemoes-Suhm 1873, Zograf 1877, v. Linstow 1878 a e. p., 1879, 1889 e. p., 1903 b e. p., Zschokke 1884 e. p., Lönnberg 1892 b, Olsson 1893, Condorelli 1898 e. p., Hofer 1906 e. p.

Bothriocephalus salmonis carpionis Rudolphi 1810, F. S. Leuckart 1820, Reinhardt 1857, Southwell 1913.

Botryocephalus infundibuliformis Oken 1815.

Bothriocephalus carpionis Rudolphi 1819, F. S. Leuckart 1820, Diesing 1850-51, v. Linstow 1878 a, Matz 1892, Riggenbach 1896, Hofer 1906, Southwell 1913.

Bothryocephalus ? salmonis umblae Kölliker 1843.

Bothriocephalus salmonis umblae Diesing 1850-51, v. Linstow 1878 a, Hofer 1906, Southwell 1913.

Dibothrium infundibuliforme Diesing 1850-51, 1854, Hering 1872.

Bothriocephalus proboscideus R. Leuckart 1852, 1881, Olsson 1867 e. p., 1893 e. p., P. J. v. Beneden 1871 e. p., v. Linstow 1878 a e. p., Stossich 1890, Hofer 1906 e. p.

Dibothrium proboscideum Grimm 1871 a e. p.

Taenia rugosa Lunel 1880 e. p., Forel 1885 e. p.

Abothrium crassum Lühe 1899 a e. p., b e. p., 1900 c e. p., 1910 e. p., Spengel 1905 e. p., Zschokke und Heitz 1914 e. p., Jääskeläinen 1921 e. p.

Bothriotaenia proboscidea Ariola 1900 a e. p., c e. p.

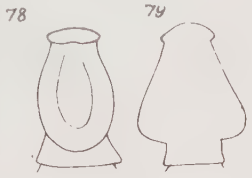
Abothrium infundibuliforme Nufer 1905 e. p.

Anm.: Wie schon bei der Besprechung der Synonyme von *E. crassum* bemerkt, haben sich alle von mir untersuchten Exemplare aus *Salmo alpinus* und *Coregonus* als eine von *E. crassum* deutlich zu unterscheidende, selbständige Art erwiesen, wie es schon von den älteren Helminthologen angenommen wurde. Ich habe hier alle Literaturangaben zusammengestellt, die sich auf Parasiten aus *Salmo alpinus* sowie aus *Osmerus*, *Thymallus* und den *Coregonus*-Arten beziehen, und aus dieser Liste geht hervor, dass der von Schrank 1790 gegebene Namen der älteste für diese Art allein verwendete Namen ist, aus welchem Grunde die fragliche Art auch den Namen *E. salvelini* (Schrank) tragen muss. Wie ich schon bei der Besprechung der Synonyme von *Diplocotyle olrikii* Krabbe bemerkt habe, beziehen sich die von Fabricius erwähnten Exemplare von »*Taenia scorpii*» aus *Salmo carpio* wahrscheinlich auf die vorliegende Art, da Fabricius die in ihrem Habitus so al weichende Art *Diplocotyle olrikii* sicherlich nicht als mit der *Bothriocephalus*-Art aus *Cottus scorpius* identisch betrachten konnte, was dagegen mit *E. salvelini* viel verständlicher wäre; dass diese Art tatsächlich auch in grönländischen Exemplaren von *Salmo alpinus* vorkommt, habe ich selbst konstatieren können (vgl. unten).

Material: Mehrere Gläser aus verschiedenen Sammlungen (G. M., Kr. M., R. M.), darunter viele der Olsson'schen Helminthensammlung (G. M.).

Die grösste mir vorliegende, gut gestreckte Strobila beträgt 280 mm in der Länge. Die Breite beträgt im allgemeinen 2—2,5 mm bei einer Dicke von etwa 1 mm; an stark kontrahierten Strobilen kann die Breite bis zu 3,5 mm steigen.

Der Scolex ist mittelgross mit mässig tiefen Bothrien und verhältnismässig schwach abgesetzter Scheitelplatte; die Länge des Scolex beträgt im allgemeinen 0,55—0,79 mm bei einer Breite von 0,36—0,48 mm und einem dorsoventralen Durchmesser über den Hinterrand der Bothrien von 0,37—0,67 mm; die Scheitelplatte ist 0,24—0,34 mm breit und 0,23 0,33 mm dick.



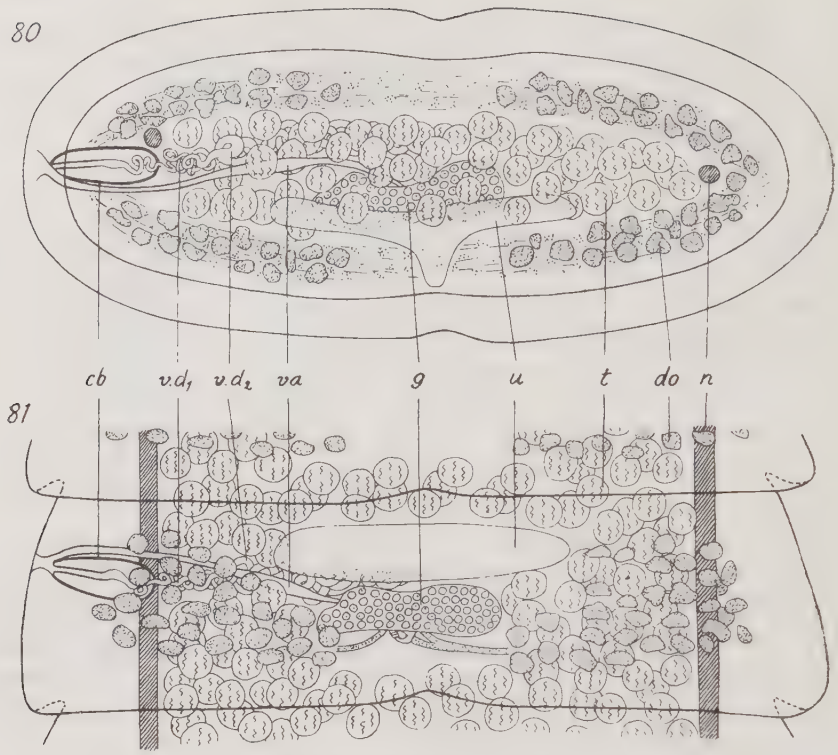
Eubothrium salvelini (Schrank).

Textfig. 78 und 79. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24 .

Die seitlichen Felder der Hodenbläschen meistens durch mehrere Reihen von Follikeln zwischen den Genitalkomplexen mit einander verbunden; ihre Zahl ist relativ mässig und ihrer Form nach sind sie meistens rundlich, etwa 0,08 0,11 mm im Durchmesser. Vas deferens bis zur Medianlinie der Strobila reichend; Ausdehnung seines distalen Abschnittes etwas geringer als die Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist länglich eiförmig und reicht nach innen etwa bis zum poralen Längsnervenstamm hinein; seine Länge beträgt 0,18—0,26 mm bei einem grössten Durchmesser von 0,06—0,08 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius oft erweitert, eine konstante Vesicula seminalis interna scheint indessen zu fehlen. Eingestülpter Cirrus meistens gerade verlaufend.

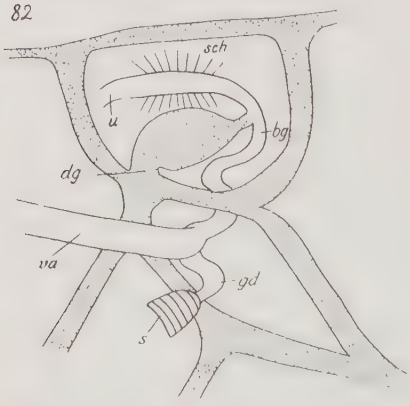
Das Germarium ist nierenförmig, ungelappt, fast ganz median gelegen; dorsoventral füllt es die Markschicht bei weitem nicht aus; seine Breite beträgt 0,43—0,53 mm oder etwa 1/4—1/5 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser etwa 0,16 mm. Die Dotterstocksfollikel sind weniger zahlreich und von mässiger Grösse, zum allergrössten Teil zwischen den Längsmuskelbündeln, einzelne Follikel aber zum Teil sowohl ausserhalb derselben als auch in die Markschicht eindringend, median ein dorsales und ventrales Feld von etwa 1/5 der Strobilabreite freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Uterus in reifen Genitalkomplexen meistens mit starken seitlichen Ausbuchtungen.

Mir liegen Exemplare aus folgenden Wirten vor: *Salmo alpinus*



Eubothrium salvelini (Schrank).

Textfig. 80. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 81. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 .



Eubothrium salvelini (Schrank).

Textfig. 82. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

L. (Schweden, ausser den bei Olsson angeführten Funden auch: Jämtland 16. VII. 1889. Schött leg.; Norwegen, Röros 14. VI. Collett leg.; Grönland. Godthaab 13. VII. 1909. Skoog leg.). *Coregonus* sp. (Schweden, Vänern. Schött leg.). Ausserdem liegen in der Olsson'schen Sammlung noch nicht geschlechtsreife aber anscheinend hiehergehörige Exemplare aus *Osmerus eperlanus* L., *Coregonus oxyrhynchus* L. und

Thymallus thymallus (L.) vor. Die in der Literatur aus *Coregonus fera* Jur. und *C. maraena* (Bloch) stammenden Formen gehören sicherlich auch hieher.

Eubothrium rugosum (Batsch).

(Textfig. 83—87).

Syn.: *Der runzlichte Fischbandwurm* Goeze 1782 e. p.

Taenia rugosa Batsch 1786, Gmelin 1790 e. p., Rudolphi 1802, Bosc 1802, Lunel 1880 e. p., Forel 1885 e. p.

Rhytis conoceps Zeder 1803.

Bothriocephalus rugosus Rudolphi 1810, 1819, Olfers 1816, F. S. Leuckart 1820, Nitsch 1824, Dujardin 1845, Gurlt 1845 e. p., Baird 1853, Zograf 1877, v. Linstow 1878 a e. p., 1888 e. p., Braun 1883 a, Schauinsland 1885, Monticelli 1889 e. p., Matz 1892 e. p., Cohn 1898, Hofer 1906.

Botryocephalus rugosus Oken 1815, Lamarck 1816.

Dibothrium rugosum Diesing 1850-51 e. p., Wagener 1858, Grimm 1871 a, Hering 1872.

Bothriocephalus infundibuliformis Zschokke 1884 e. p., v. Linstow 1889 e. p., 1903 b e. p., Hofer 1906 e. p.

Abothrium rugosum Lönnberg 1891 b e. p., 1892 b, 1893 e. p., Lühe 1899 a e. p., b e. p., 1900 c e. p., 1910 e. p., Zschokke 1903 a e. p., Levander 1906, Schumacher 1914 e. p., Jääskeläinen 1921.

Bothriocephalus proboscideus Olsson 1893 e. p.

Bothriotaenia rugosa R. Blanchard 1894 e. p., Ariola 1896 e. p., 1900 a e. p., c e. p., Riggenbach 1896 e. p., Lühe 1897, Mühling 1898, G. Schneider 1903, Levander 1909.

Bothriocephalus (Abothrium) rugosus Lönnberg 1897 e. p., Lühe 1899 b e. p.

?*Dibothrium infundibuliforme* Linton 1898 e. p.

Abothrium infundibuliforme Zschokke 1903 a e. p., Nufer 1905 e. p.

Bothriocephalus punctatus v. Linstow 1903 b e. p.

Abothrium gadi Spengel 1905 e. p.

Abothrium crassum Zschokke und Heitz 1914 e. p., ?Cooper 1917.

Anm.: Da unter dem Namen »*Bothriocephalus rugosus*« meinen Untersuchungen nach nicht weniger als vier verschiedene Spezies Erwähnung gefunden haben, die auf ebensoviele Gattungen verteilt werden müssen, so ist die Auseinandersetzung der Synonyme dieser Formen sehr schwierig. Der Namen *Taenia rugosa* ist von Batsch 1786 für den »runzlichten Fischbandwurm« Goeze's (1782, gegeben (in Goeze's grosser Arbeit ist der Namen *Taenia rugosa* nicht zu finden), und es stellt sich also die Frage auf, welche Form der Goeze'schen Beschreibung zu Grunde gelegen hat. Da diese Formen so überaus konstant und spezialisiert in bezug auf ihre Wirte sind, und da Goeze für den »runzlichten Fischbandwurm« *Gadus mustela* als Wirt angibt, glaubte ich zuerst, dass es sich um die für die *Onos*-Arten charakteris-

tische Form handelte, die von Olsson (1893) als *Bothriocephalus motellae* bezeichnet wurde und ein Vertreter der Gattung *Bothriocephalus* s. str. ist. Gegen diese Annahme spricht dagegen die Beschreibung Goeze's, auch wenn man davon absieht, dass die von ihm gegebenen Figuren (Taf. 33, Fig. 1—5) sich offenbar auf *Eubothrium crassum* beziehen, welche Art er ohne nähere Motivierung mit der für die Beschreibung zu Grunde liegenden Art identifizierte, was schon Rudolphi (1802) richtig eingesehen hat. *Bothriocephalus motellae* besitzt nämlich einen sehr kleinen Scolex, dessen Vorhandensein ohne Lupenvergrösserung nicht festzustellen ist, während Goeze von einem mit blossem Auge unterscheidbaren Kopf redet. Die Angaben über den deutlich gegliederten, sehr gut zu unterscheidenden »Hals« sowie die Längsfurche der Strobila sprechen ebenfalls gegen diese Annahme. Es schien mir deshalb die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Angabe des Wirtstieres bei Goeze fehlerhaft sei, wobei zuerst an eine Verwechslung mit *Lota* zu denken war. In der Tat hat Goeze in seiner minutiösen Beschreibung des betreffenden Fundes einen sicheren Leitfaden zur Lösung dieser Frage gegeben. Nach seinem Berichte sassen nämlich an dem ihm von Wagler übersandten Darme 31 Appendices pyloricae, 9 waren aber schon von Wagler abgeschnitten; der Darm des betreffenden Fisches hatte also insgesamt 40 Appendices, eine Zahl, die gerade für *Lota* zutrifft, während *Onos mustela* deren nur 7—9 besitzt. Da ausserdem die Goeze'sche Beschreibung auf die *Eubothrium*-Art aus *Lota* gut passt, halte ich es für ausser allem Zweifel, dass gerade diese und keine andere Form der Goeze'schen Beschreibung zu Grunde lag und dass folglich diese Art auch den Artnamen *rugosum* tragen muss.

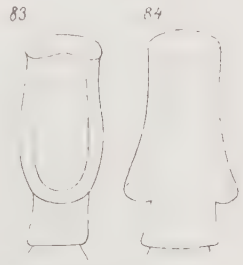
Es gehören unzweifelhaft alle Funde von *Bothriocephalus rugosus* bzw. *Abothrium rugosum* oder *gadi* aus *Lota lota* (L.) hieher. Dasselbe ist sicherlich mit den von Zschokke (1884) und nach ihm als *Bothriocephalus infundibuliformis* bzw. *Abothrium infundibuliforme* und *Abothrium crassum* bezeichneten jungen *Eubothrium*-Exemplaren aus *Lota* der Fall. Olsson's *Bothriocephalus proboscideus* aus *Lota* gehört ebenfalls hieher. Es scheint mir ferner sehr wahrscheinlich, aber noch nicht sicher, dass die von Linton (1898) als *Dibothrium infundibuliforme*, von Cooper (1917) als *Abothrium crassum* aus *Lota maculosa* Le Sueur bezeichnete Form mit dem europäischen *Eubothrium rugosum* identisch ist. Dagegen sind sicherlich alle Angaben über »*Bothriocephalus rugosus*« aus anderen Wirten auf diese Art nicht beziehbar.

Ausführlichere Beschreibungen: v. Linstow 1888, Matz 1892, Lühe 1900 c.

Material: Von dieser Art habe ich das Untersuchungsmaterial zum grösseren Teil selbst eingesammelt (vgl. Tab. I des allgemeinen Teiles); ausserdem liegen mir eine Anzahl älterer Museumsexemplare (G. M., K. M., R. M., U. M.), meist ohne Lokal und Datum, vor.

Die Länge der mir vorliegenden Strobilen schwankt zwischen 100 und 520 mm bei einer grössten Breite von 1—4,5 mm und einer Dicke von kaum 1—2,5 mm.

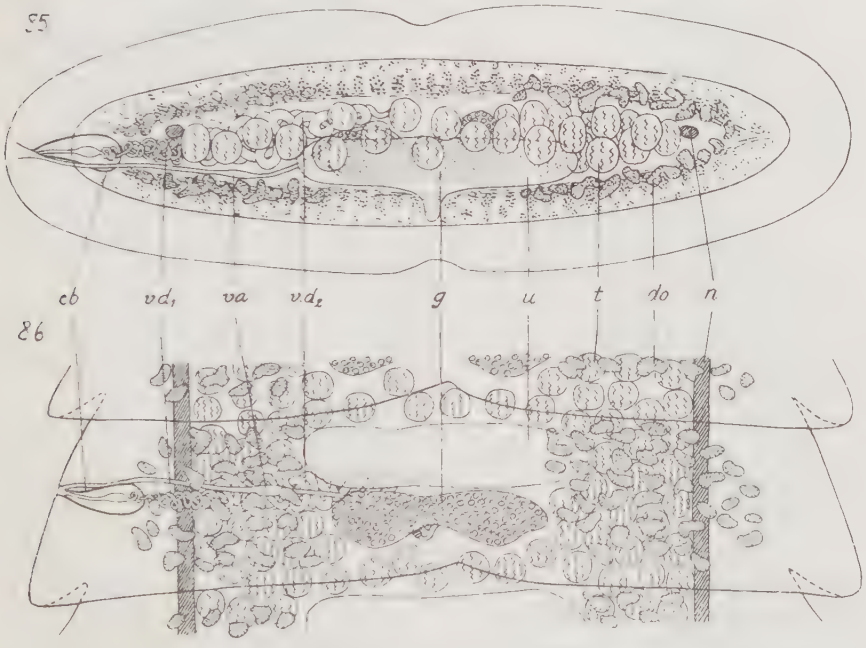
Der Scolex ist gross mit flachen Bothrien und kleiner, aber meist deutlich abgesetzter Scheitelplatte. Die Länge des Scolex schwankt zwischen 0,75 und 1,32 mm bei einer Breite von 0,41—0,74 mm und einem dorsoventralen Durchmesser über den Hinterrand der Bothrien von 0,40—0,72 mm. Die Scheitelplatte ist 0,31—0,51 mm breit und 0,26—0,48 mm dick.



Eubothrium rugosum (Batsch).

Textfig. 83 und 84. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24

Die seitlichen Felder der Hodenbläschen durch eine einfache Reihe von Follikeln zwischen den Genitalkomplexen mit einander verbunden; ihre Zahl ist relativ mässig und ihrer Form nach sind sie meistens rundlich, etwa 0,09 mm im Durchmesser. Vas deferens etwa bis zur Medianlinie der Strobila.

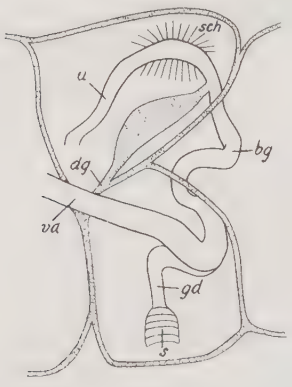


Eubothrium rugosum (Batsch).

Textfig. 85. Genitalkomplex im optischen Querschnitt. Textfig. 86. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60×.

reichend, Ausdehnung seines distalen Abschnittes etwa gleich der Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist birnförmig und erreicht im allgemeinen den poralen Längsnervenstamm bei weitem nicht: seine Länge beträgt 0,19—0,22 mm bei einer grössten Breite von 0,07—0,09 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius anscheinend stets zu einer Vesicula seminalis interna erweitert. Eingestülpter Cirrus stets gerade verlaufend.

87



Eubothrium rugosum (Batsch).
Textfig. 87. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Das Germarium ist nierenförmig, ungelappt und fast ganz median gelegen; dorsoventral füllt es die Markschicht fast vollständig aus; seine Breite beträgt 0,43—0,59 mm oder etwa 1/4 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser etwa 0,17—0,20 mm. Die Dotterstocksfollikel sind nicht besonders zahlreich und verhältnismässig klein, oft zusammenfliessend, zum grösseren Teil zwischen den inneren Längsmuskelbündeln, zum Teil aber auch in der Markschicht gelegen, median ein dorsales und ventrales Feld von etwa 1/4 der Strobilabreite freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Uterus in reifen Genitalkomplexen einfach sackförmig.

In den Appendices pyloricae von *Lota lota* (*L.*) und wahrscheinlich auch von *L. maculosa* Le Sueur.

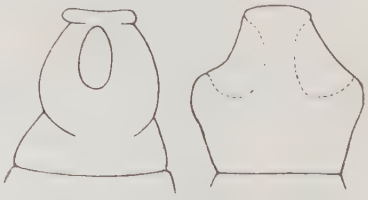
Eubothrium arcticum n. sp.

(Textfig. 88—92).

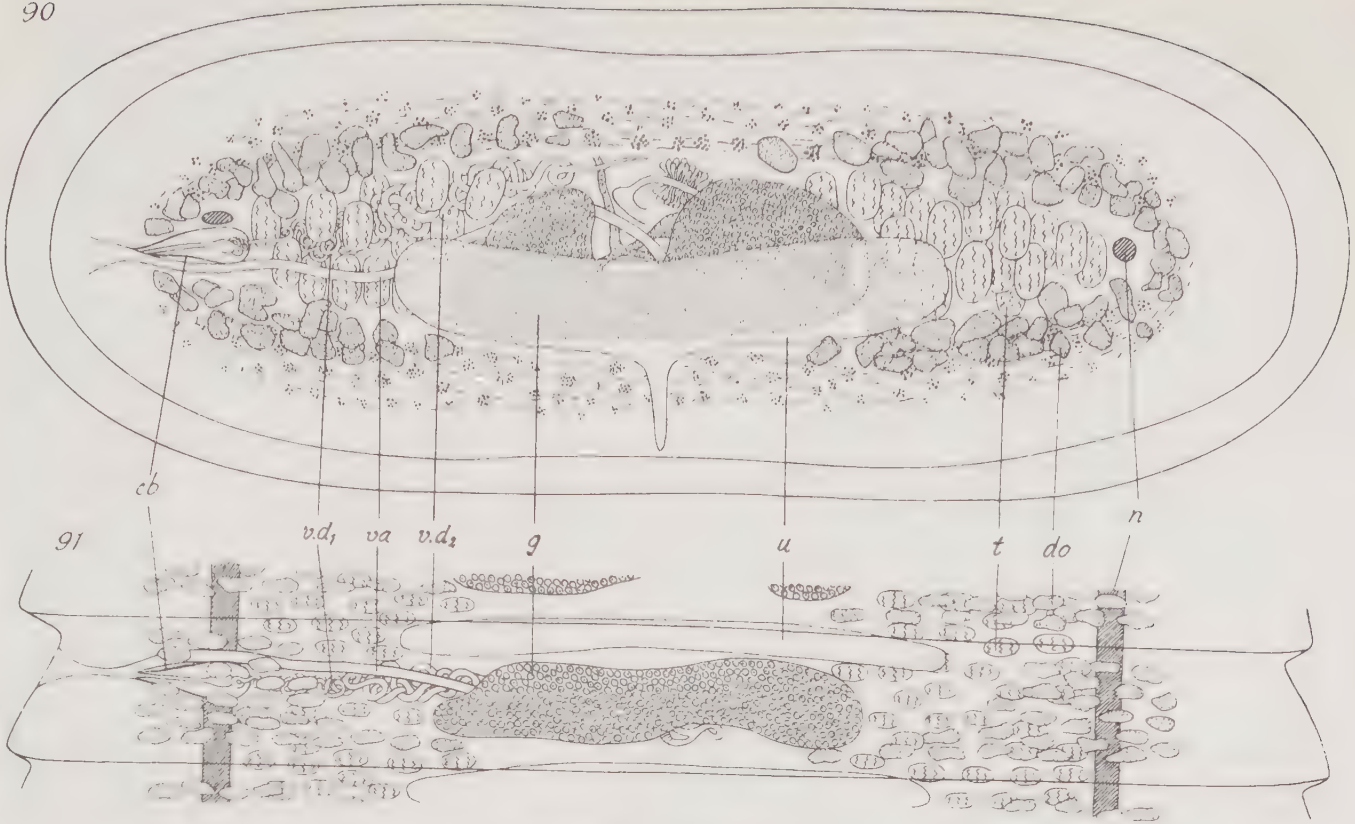
Material: Eine gut konservierte Strobila (U. M.).

Die Strobila dieser neuen Art ist im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Vertreter der Gattung sehr schwach craspedot, hinten fast acrasped und ohne deutliche Längsfurchen; ihre Länge beträgt 60 mm

88 89



Eubothrium arcticum n. sp.
Textfig. 88 und 89. Scolex in Flächen- bzw. Seitenansicht. Etwa 24

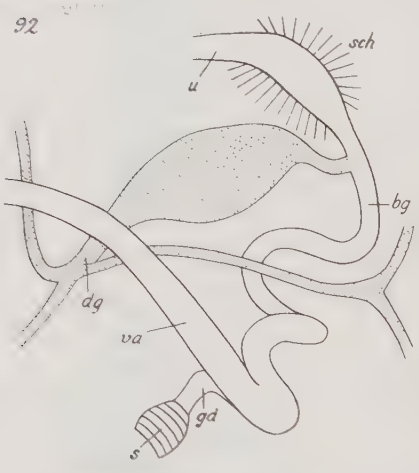


Textfig. 90. Gehirn [illegible] des optischen Querschnitts. Textfig. 91. Derselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 [illegible].

bei einer grössten Breite von 3,5 mm und einer Dicke von etwa 1,5 mm.

Der Scolex ist verhältnismässig gross aber von der Strobila wenig abgesetzt, mit kleinen aber tiefen Bothrien und deutlicher aber schwach entwickelter Scheitelplatte. Die Länge des Scolex beträgt etwa 0,7 mm bei etwa gleicher Breite und einem dorsoventralen Durchmesser über den Hinterrand der Bothrien von 0,9 mm; die Breite und Dicke der Scheitelplatte beträgt 0,41 mm.

Die Hodenbläschen liegen in zwei von einander scharf gesonderten seitlichen Feldern; ihre Zahl ist verhältnismässig klein und ihrer Form nach sind sie elliptisch mit dem grössten Durchmesser. bis 0,16 mm betragend, in dorsoventraler Richtung. Vas deferens bis zur Medianlinie der Strobila reichend; Ausdehnung seines distalen Abschnittes ein wenig grösser als die Länge des Cirrusbeutels. Der Cirrusbeutel ist birnförmig und reicht nach innen recht weit über den poralen Längsnervenstamm hinein; seine Länge beträgt 0,24—0,32 mm bei einem grössten Durchmesser von 0,08—0,11 mm. Distaler Teil des Ductus ejaculatorius stets zu einer Vesicula seminalis interna erweitert. Eingestülpter Cirrus stets gerade verlaufend.



Eubothrium arcticum n. sp.

Textfig. 92. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Das Germarium ist nierenförmig, ungelappt und nur unbedeutend poral verlagert; dorsoventral füllt es die Markschicht fast vollständig aus; seine Breite beträgt bis zu 1,15 mm oder etwa 1/3 der Strobilabreite; grösster dorsoventraler Durchmesser 0,36—0,40 mm. Die Dotterstocksfollikel sind wenig zahlreich aber gross, zum grossen Teil noch zwischen den Längsmuskelbündeln, einzelne Follikel aber zum Teil oder gänzlich in der Markschicht gelegen, median ein dorsales Feld von etwa 1/8, ein ventrales von etwa 1/4 der Strobilabreite freilassend; die Follikel der einzelnen Genitalkomplexe scharf von einander gesondert. Die Uteri der letzten Genitalkomplexe mit starken seitlichen Ausbuchtungen.

Im Darm von *Lycodes pallidus* Collett (Grönland, Franz Josephs Fjord, äusserer Teil des Myskoxefjords, 1900, Odhner leg.).

II. Unterfamilie **Abothriinae** n. subfam.

Amphicotyliden mit im geschlechtsreifen Stadium schwach ausgebildetem oder deformiertem Scolex ohne Scheitelplatte. Strobila mit deutlicher Proliferationszone und Proglottidenbildung, acrasped und wahrscheinlich apolytisch. Hodenbläschen ausschliesslich innerhalb der Längsnervenstämme. Ductus ejaculatorius muskulös, stets zu einer Vesicula seminalis interna erweitert; der eingestülpte Cirrus stets gerade verlaufend, vom Ductus ejaculatorius nicht scharf abgesetzt. Germarium median im hinteren Teil der Proglottis, dorsoventral die ganze Markschicht erfüllend; aporaler Teil desselben stets grösser als der porale. Innere weibliche Genitalleitungswege vor dem Germarium; Vagina und Dottergang von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmündend, aus welchem Grunde die Vagina proximal stets einen charakteristischen Bogen über die übrigen inneren weiblichen Genitalwege beschreibt. Dotterstocksfollikel ausschliesslich in der Markschicht. Mündungsabschnitt des Uterus ventral gelegen, bei beginnender Eiproduktion noch nicht bis an die Cuticula reichend. — In Teleosteern. Entwicklung unbekannt.

1. Gattung **Bathybothrium** Lühe 1902.

Abothriinen mit normal aber verhältnismässig schwach ausgebildetem Scolex. Hodenbläschen mässig zahlreich, in einem ununterbrochenen Felde vor und seitlich von Germarium und Uterus. Cirrusbeutel nicht auffallend gross, birnförmig. Sphincter vaginae fehlt. Dotterstocksfollikel dicht zusammen in zwei lateralen Feldern unmittelbar innerhalb der Längsnerven. Uterus mit starken seitlichen Ausbuchtungen; sein Mündungsabschnitt, median oder ein wenig aporal verschoben, schon bei beginnender Eiproduktion bis nahe an die Cuticula reichend. Eier mit nicht auffallend dünner, längsovaler Schale, Embryonalhülle zellulär(?). — In Cypriniden.

Typische und bis jetzt einzige Art: *B. rectangulum* (Bloch).

Bathybothrium rectangulum (Bloch).

(Textfig. 93—95).

Syn.: *Taenia rectangulum* Bloch 1782, Batsch 1786, Retzius 1786, Schrank 1788, Gmelin 1790, Bosc 1802.
Taenia sagittiformis Schrank 1790, 1803.
Alyselminthus rectangulum Zeder 1800.
Rhytis rectangulum Zeder 1803.
Bothriocephalus rectangulum Rudolphi 1808, 1810, 1819, Olfers 1816, F. S. Leuckart 1820, Bremser 1824, Nitsch 1824, Blainville 1828, Dujardin 1845, Gurlt 1845, R. Leuckart 1856, Lühe 1900 c, d.
Botryocephalus rectangulum Oken 1815.
Dibothrium rectangulum Diesing 1850-51, 1863, Giebel 1866, Hering 1872.
Bothriocephalus rectangulus Willemoes-Suhm 1873, v. Linstow 1878 a, Piesberger 1886, Matz 1892, R. Blanchard 1894, Fuhrmann 1896, Zschokke 1896, Šrámek 1901, Nufer 1905, Hofer 1906.
Bothriotaenia rectangula Ariola 1896, 1899, 1900 a, c, Riggenbach 1896, 1897.
Bothriocephalus (?*Abothrium*) *rectangulum* Lühe 1899 a, b.
Abothrium rectangulum Mrázek 1901 b.
Bathybothrium rectangulum Lühe 1902 b, 1910.
Bothriocephalus rectangulatum Southwell 1913.

Ausführlichere Beschreibungen: F. S. Leuckart 1820 (Figur), R. Leuckart 1856 (Figur), Fuhrmann 1896, Šrámek 1901 (Figur), Lühe 1902 b (Figur).

Material: Ein mir gütigst von Herrn Prof. Dr. O. Fuhrmann übersandtes Exemplar (aus dem Rhein bei Basel) liegt der folgenden Darstellung zu Grunde.

Strobila angeblich bis etwa 50 mm lang bei einer grössten Breite von 1,5 mm. Die geschlechtsreifen Proglottiden wie auch die Uterusproglottiden unbedeutend breiter als lang.

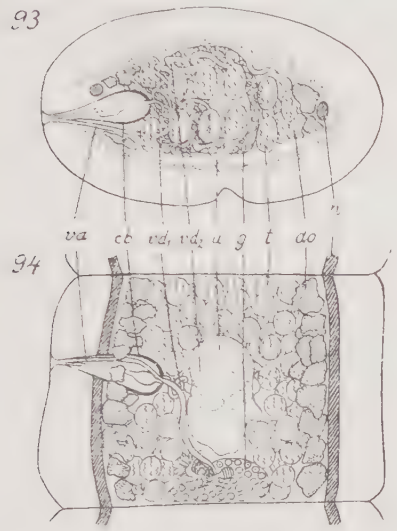
Scolex anscheinend stark veränderlich, mit verhältnismässig tiefen aber wenig distinkten Bothrien und ohne Scheitelplatte. Die maximale Länge des Scolex beträgt nach Fuhrmann 1,5 mm, die grösste Breite 1,1 mm. Der Scolex des mir vorliegenden Exemplares, der seiner Form nach am ehesten mit der Fig. 22 bei F. S. Leuckart übereinstimmt, ist nur 0,7 mm lang. Die Proliferationszone befindet sich unmittelbar hinter dem Hinterrande der Bothrien.

Längsmuskulatur sehr schwach, die Längsfaserbündel klein und wenig deutlich.

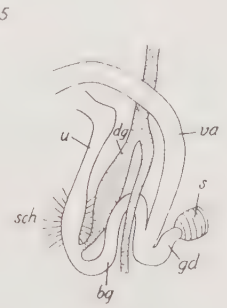
Die Zahl der Hodenbläschen mässig, etwa 60 in jeder Proglottis:

ihrer Form nach sind sie ellipsoidisch, etwa 0,03—0,05 × 0,05 – 0,07 mm. Vas deferens beginnt dorsal recht weit aporal von der Mitte der Proglottis, sein proximaler Teil verhältnismässig weit und stark gewunden. Der Cirrusbeutel ist birnförmig, 0,19– 0,20 mm lang bei einem grössten Querdurchmesser von 0,06 – 0,07 mm; seine Wandung ist proximal recht stark verdickt, distal stark verjüngt.

Die Vagina mündet ventral, bisweilen etwas vor dem Cirrus in die sehr kleine Genitalcloake; ihre Mündungspartie ist kaum merklich erweitert. Cirrusbeutel und Vagina liegen in der Regel ventral vom



Bathybothrium rectangulum (Bloch). Textfig. 93. Geschlechtsreife Proglottis im optischen Querschnitt. Textfig. 94. Dieselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 .



Bathybothrium rectangulum (Bloch). Textfig. 95. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200

Längsnerven, nach Mrázek (1901 b) aber nicht selten dorsal. Der ventral vom Cirrusbeutel befindliche Abschnitt der Vagina ist eng, darauf erweitert sich ihr Lumen bis kurz vor der Vereinigung mit dem Germiduct, wo es wiederum sehr eng wird.

Das Germarium erscheint auf Querschnitten fast quadratisch und ganzrandig mit dem vorderen ventralen Teil poral eingebuchtet. Seine Breite beträgt etwa 0,18 mm oder etwas mehr als 1/4 der Proglottisbreite. Die Dotterstocksfollikel sind verhältnismässig gross, mehr oder weniger mit einander verschmolzen.

Im Darm von *Barbus barbus* (L.).

2. Gattung **Parabothrium** n. g.

Abothriinen mit Scolex deformatus. Hodenbläschen sehr zahlreich, in zwei von einander deutlich getrennten Feldern seitlich von Germarium und Uterus. Cirrusbeutel auffallend gross, längsgestreckt und stark muskulös. Sphincter vaginae vorhanden. Dotterstocksfollikel nur in zwei Feldern im hinteren ventralen Teil der Proglottis, ventral von den Hodenbläschen: lateral strecken sie sich bis über die Längsnerven hinaus. Uterus sackförmig, sein median gelegener Mündungsabschnitt bei beginnender Eiproduktion für gewöhnlich über die Längsmuskelbündel hinaus reichend. Eier mit runder, sehr dünner Schale; Embryonalhülle als »zweite Schale« ausgebildet. — In marinen Gadiden.

Typische und bis jetzt einzige Art: *P. bulbiferum* n. sp.

Parabothrium bulbiferum n. g. n. sp.

(Textfig. 96—98).

Syn.: *Taenia aus Gadus pollachius* Rathke 1799.
Taenia gadi pollachii Rudolphi 1810.
Taenia pollachii Rudolphi 1819, Diesing 1850-51.
Bothriocephalus ?rugosus Dujardin 1845.
Bothriocephalus rugosus Gurlt 1845 e. p., Olsson 1867 e. p., 1868 e. p., 1893 e. p., P. J. v. Beneden 1871, v. Linstow 1878 a e. p., Matz 1892 e. p.
Dibothrium rugosum Diesing 1850-51 e. p.
Abothrium gadi P. J. v. Beneden 1871 e. p., v. Linstow 1878 a e. p.
?Bothriocephalus crassiceps Mègnin 1883.
Abothrium rugosum Lönnberg 1889 a e. p., 1890 a e. p., 1891 b e. p., Lühe 1899 a e. p., 1900 c e. p., 1910 e. p., Zschokke 1903 a e. p., Spengel 1905 e. p., Scott 1909 e. p., Nicoll 1910, Schumacher 1914 e. p.
Bothriotaenia rugosa R. Blanchard 1894 e. p., Ariola 1896 e. p., 1900 a e. p., c e. p., Riggenbach 1896 e. p., Lühe 1897 e. p.
Taenia pollochii Southwell 1913.

Anm.: Da diese Art in der Literatur von den übrigen in Gadiden schmarotzenden Pseudophyllideen noch nicht als besondere Art unterschieden wurde, und ihre Wirtstiere zum Teil mit jenen von *Abothrium gadi* zusammenfallen, habe ich den Beschreibungen nach das Erwähnen dieser Art nur in drei Fällen sicher konstatieren können, nämlich bei Dujardin (1845), wo das charakteristische Vorderende beschrieben wird, bei Lönnberg 1891 b, wo auf Taf. I die Figur 3 sich auf *Parabothrium bulbiferum* bezieht, und bei Olsson 1868, wo mit der Figur 65, Taf. III dasselbe der Fall ist. Da aber alle mir bekannten Funde aus *Gadus pollachius* ausschliesslich dieser

Art angehören, habe ich in obiger Synonymliste alle Literaturangaben zusammengestellt, in denen *Gadus pollachius* direkt oder indirekt als Wirt angegeben wird. Es scheint mir auch sehr wahrscheinlich, dass MÉGNIN's *Bothriocephalus crassiceps* aus *Gadus callarias* hieher gehört, da er ausserdem einen *B. rugosus* aus demselben Wirte erwähnt. Endlich ist wohl auch P. J. v. BENEDEN's (1871) *B. rugosus* aus *Gadus virens* im Anschluss an den mir vorliegenden Fund aus demselben Wirte hieher zu zählen.

Da RUDOLPHI's *Taenia pollachii* sich nur auf die Angabe bei RATHKE (1799) bezieht und somit nur als nomen nudum aufzufassen ist, habe ich es für zweckmässig gehalten, diesen Namen nicht wieder aufzunehmen, sondern die Art mit einem neuen Namen zu belegen.

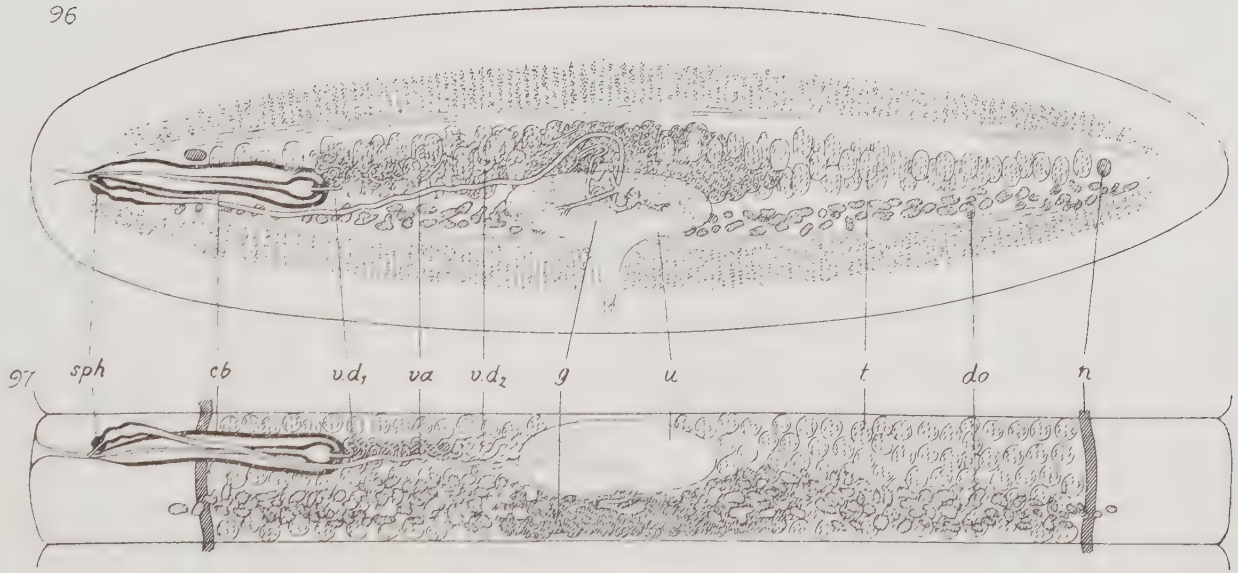
M a t e r i a l: Mehrere, zum Teil sehr gut konservierte Museumsexemplare (G. M., R. M., U. M.), grösstenteils aus dem von LÖNNBERG zusammengebrachten Materiale.

Die grösste von mir beobachtete Strobilalänge beträgt 390 mm, die grösste Breite hinten für gewöhnlich 2,5—4 mm bei einer Dicke von 1—2 mm, mitunter sogar bis 2,5 mm. Geschlechtsreife Proglottiden mit beginnender Eibildung 2,5—3,3 mm breit, etwa 8—18 mal breiter als lang und verhältnismässig dünn, die Uterusproglottiden etwa 3 mal breiter als lang und mit der Ventralfläche etwas stärker gewölbt. Die Proglottidengrenzen besonders im vorderen Teil der Strobila bei stärkerer Kontraktion durch Längs- und Querrunzelungen verwischt.

Scolex deformatus als eine wurstförmige, 6—11 mm lange und 4—4,5 mm im Querdurchmesser betragende Anschwellung im proximalen Teil der Appendix des Wirtstieres, ohne jede Spur von Bothrien. Die Proliferationszone befindet sich genau hinter der Anschwellung.

Längsmuskulatur kräftig, die Längsfaserbündel als schmale dorsoventral gestellte Lamellen ausgebildet, sehr zahlreich und dicht aneinandergedrängt.

Die Zahl der Hodenbläschen gross und sehr schwankend, 112—203 in jeder Proglottis, ihrer Form nach sind sie rundlich bis ellipsoidisch, meistens nur 0,04 × 0,06 mm, mitunter aber bis 0,05 × 0,11 mm. Vas deferens beginnt dorsal, etwa in der Mitte der Proglottis; sein proximaler Teil verhältnismässig eng und stark gewunden. Der Cirrusbeutel ist 0,5—0,7 mm lang bei einem grössten Querdurchmesser von 0,07—0,10 mm; seine Wandung ist proximal ausserordentlich stark verdickt, bis 0,033 mm, distal etwas verjüngt. Ductus ejaculatorius ebenfalls sehr dickwandig, proximal zu einer kleinen rund



Parabothrium bulbiferum n. g. n. sp.

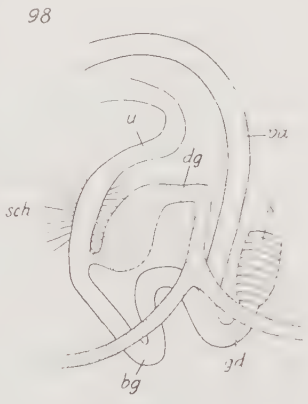
Textfig. 96. Geschlechtsreife Proglottis im optischen Querschnitt. Textfig. 97. Dieselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60

lichen Vesicula seminalis interna erweitert, in welcher das Vas deferens kanülenartig einmündet (vgl. Lönnberg 1891 b, Taf. I. Fig. 3). Cirrus anscheinend mit glatter Cuticula.

Die Vagina mündet bald vor dem Cirrus (27 Fälle), bald ventral von demselben (21 Fälle) in die schmal trichterförmige Genitalcloake: kurz vor der Mündung ist sie erweitert, stark muskulös und mit Härchen ausgekleidet; der eigentliche Mündungsabschnitt ist stark verengt und von einem sehr kräftigen, kugelförmigen Sphincter umgeben. Die eben erwähnte erweiterte Partie liegt für gewöhnlich (46 Fälle von 48) vor dem Cirrusbeutel; dieser sowie die Vagina liegen in der Regel (47 Fälle von 48) ventral vom Längsnerv. Innerhalb der distalen Erweiterung ist das Lumen der Vagina in ihrer ganzen Länge eng.

Das Germarium ist etwas in die Breite ausgezogen, mit zahlreichen kleinen Loben versehen; seine Breite beträgt 0,55—0,75 mm: Verhältnis zwischen der Breite des Germariums und der der Proglottis 1: 4—5; dorsoventral beträgt das Germarium 0,17—0,33 mm im Durchmesser.

Die Dotterstocksfollikel, die wegen des Verlaufes der zentralen Dottergänge als nur mit den ventralen Follikeln der Amphicotylinen homolog betrachtet werden müssen, sind klein, von unregelmässiger Form und oft zusammenfliessend; in den lateralen Teilen der Proglottis können einzelne Follikel noch zwischen den Transversalmuskeln liegen.



Parabothrium bulbiferum n. g. n. sp.

Textfig. 98. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

Die Eier in Form und Grösse anscheinend vollkommen mit denjenigen bei *Abothrium gadi* übereinstimmend; bis jetzt liegt mir nur konserviertes Material vor.

Vom Lönnberg'schen Materiale seines *Abothrium rugosum* habe ich folgende Funde als zu dieser Art gehörig feststellen können: *Gadus callarias* L. (Norwegen, Glaesvaer bei Bergen, 1889); *G. aeglefinus* L. (Schweden, Bohuslän, Trillingesand 17. VII. 1888; Norwegen, Glaesvaer bei Bergen, 1889); *G. pollachius* L. (Schweden, Bohuslän, Kristineberg, mehrere Funde; Norwegen, Glaesvaer

bei Bergen, August 1889). Ausserdem liegen mir Fragmente einer Strobila dieser Art aus *G. virens* L. vor [N o r w e g e n. Trondhjemsfjord 30. VI. 1917. E. Peterson leg. (G. M.)].

3. Gattung **Abothrium** P. J. v. Beneden 1871. (non Lühe).

Abothriinen mit Scolex deformatus. Hodenbläschen mässig zahlreich, in zwei von einander deutlich getrennten Feldern seitlich von Germarium und Uterus. Cirrusbeutel nicht auffallend gross, birnförmig. Sphincter vaginae fehlt. Dotterstocksfollikel zwischen den Hodenbläschen. Uterus sackförmig, sein median gelegener Mündungsabschnitt bei beginnender Eiproduktion nicht über die Längsmuskelbündel hinaus reichend. Eier mit runder, sehr dünner Schale; Embryonalhülle als »zweite Schale» ausgebildet. — In marinen Gadiden.

Typische und bis jetzt einzige Art: *A. gadi* P. J. v. Beneden.

Abothrium gadi P. J. v. Beneden.

(Textfig. 99—103).

Syn.: *Taenia scorpii* Fabricius 1780 e. p.

Taenia tetragonoceps Pallas 1781 e. p., Batsch 1786 e. p., Schrank 1788 e. p.

Taenia capite truncato Retzius 1786 e. p.

Taenia rugosa Gmelin 1790 e. p.

Bothriocephalus gadi barbati Rudolphi 1810, 1819, F. S. Leuckart 1820, Diesing 1850-51, Reinhardt 1857, v. Linstow 1878 a, Matz 1892, Southwell 1913.

Bothriocephalus gadi morrhuae Rudolphi 1810, 1819, F. S. Leuckart 1820, Gurlt 1845, Diesing 1850-51, v. Linstow 1878 a, Matz 1892, Southwell 1913.

Bothriocephalus gadi callariae Rudolphi 1810, 1819, F. S. Leuckart 1820, Gurlt 1845, Diesing 1850-51.

?*Bothriocephalus punctatus* Rudolphi 1819 e. p., Drummond 1838 e. p., Dujardin 1845 e. p., Gurlt 1845 e. p., v. Linstow 1878 a e. p., 1901 e. p., Carus 1885 e. p., Condorelli 1898 e. p., Ariola 1900 a e. p., Schultz 1911 e. p.

Bothriocephalus sp. Bellingham 1844, Schlotthauber 1860.

Bothriocephalus rugosus Gurlt 1845 e. p., Cobbold 1859, Olsson 1867 e. p., 1868 e. p., 1893 e. p., v. Linstow 1878 a e. p., 1879, 1889 e. p., 1901, 1903 b, Mégnin 1883, Braun 1892, Matz 1892 e. p., Lühe 1899 b e. p., Shipley 1905, Nicoll 1907, 1909, Cooper 1914.

Dibothrium rugosum Diesing 1850-51 e. p., 1863, Linton 1891, 1894, 1898, 1901, Southwell 1913.

?*Dibothrium punctatum* Diesing 1850-51 e. p.

Abothrium gadi P. J. v. Beneden 1871 e. p., v. Linstow 1878 a e. p., 1889, Moniez 1880 a, 1881, Crety 1890.

Bothriocephalus callariae Hering 1872, v. Linstow 1878 a, Matz 1892, Southwell 1913.

Bothriocephalus lanceolatus v. Linstow 1878 b, 1889.

Abothrium rugosum Lönnberg 1889 a e. p., b, 1890 e. p., 1891 a, b e. p., 1893 e. p., Lühe 1899 a e. p., b e. p., 1900 c e. p., 1910 e. p., Zschokke 1903 a e. p., b., Stengel 1905, Johnstone 1907, Scott 1909 e. p., Schumacher 1914 e. p.

Bothriotaenia rugosa R. Blanchard 1894 e. p., Ariola 1896 e. p., 1900 a e. p., c e. p., Riggenbach 1896 e. p., Lühe 1897 e. p.

Bothriocephalus (*Abothrium*) *rugosus* Lönnberg 1897 e. p., Lühe 1899 b e. p.

Bothriocephalus bipunctatus Zschokke 1903 b e. p.

Bothriotaenia gadi G. Schneider 1903.

Anm.: In obiger Liste habe ich alle Angaben zusammengestellt, die auf Pseudophyllideen aus *Gadus callarias* und *aeglefinus* beziehbar sind; da aber in diesen Wirten, wie schon erwähnt, ausserdem *Parabothrium bulbiferum*, wenn auch selten, vorkommt und die beiden Arten nicht aus einander gehalten sind, bezieht sich vielleicht ein Teil dieser Angaben auch auf diese letzterwähnte Art. Für die Nomenklatur ist es nur von Bedeutung, dass die dem einzigen verwendbaren Namen, *Abothrium gadi* P. J. v. Beneden (1871), zu Grunde liegende Form sicher zu bestimmen ist, was durch die ebenda veröffentlichte Figur 14, Pl. V. gut möglich wird. Auch die Beschreibungen und Figuren bei Moniez, Lönnberg und Linton zeigen deutlich, dass die von diesen Autoren untersuchten Exemplare mit den von mir als *Abothrium gadi* bezeichneten identisch sind. v. Linstow's *Bothriocephalus lanceolatus* scheint junge Exemplare derselben Art zu sein; ob dagegen »*Bothriocephalus punctatus*» aus *Gadus minutus* hieher gehört, scheint mir noch nicht ganz sicher.

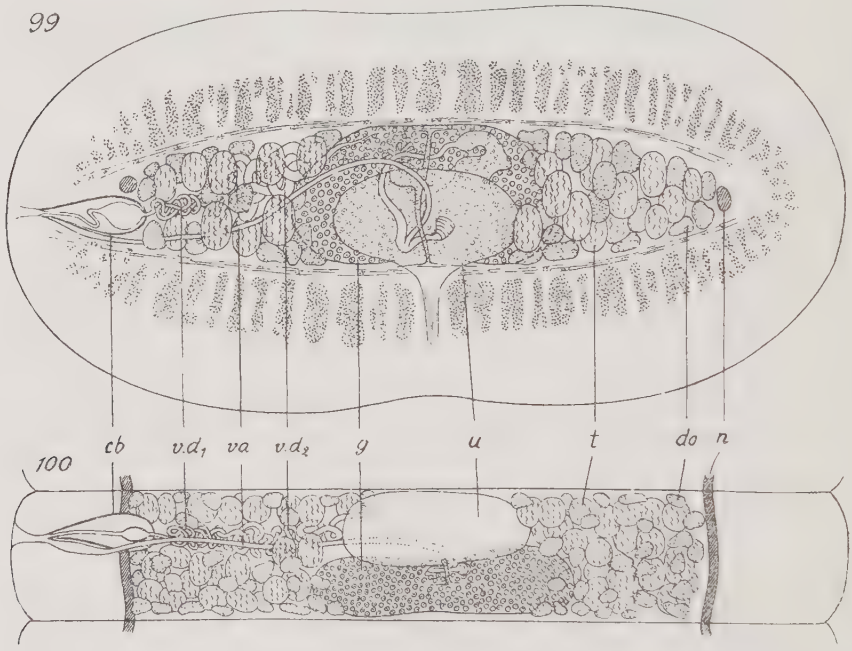
Ausführlichere Beschreibungen: Moniez 1881 (gute Habitusfigur), Lönnberg 1891 b (bezieht sich grösstenteils auf diese Art), Linton 1891.

Material: Von dieser Art habe ich ein sehr reichliches, zum grössten Teil aus verschiedenen Museen (G. M., K. M., Kr. M., R. M., U. M.) stammendes, zum Teil auch von mir selbst eingesammeltes Material untersuchen können.

Die grösste von mir beobachtete Länge beträgt 360 mm, die grösste Breite hinten für gewöhnlich 3– 5 mm bei einer Dicke von 2—3 mm. Geschlechtsreife Proglottiden mit beginnender Eibildung 1,6—2,1 mm breit, etwa 5—12 mal breiter als lang und verhältnismässig dick; die Uterusproglottiden etwa 3—4 mal breiter als lang und mit der Ventralfläche stärker gewölbt. Die Proglottidengren-

zen, besonders im vorderen Teil der Strobila bei stärkerer Kontraktion durch Längs- und Querrunzelungen verwischt.

Scolex deformatus lang und allmählich verjüngt, bald gekrümmt im distalen Teil der Appendix, bald dieselbe durchbohrend (vgl. Pl. V, Fig. 14 bei P. J. v. Beneden 1871). Die Proliferationszone befindet sich ein Stück hinter der vordersten Spitze, ihre Lage ist aber äusserlich nicht festzustellen, da Scolex und Strobila in einander direkt übergehen.



Abothrium gadi P. J. v. Beneden.

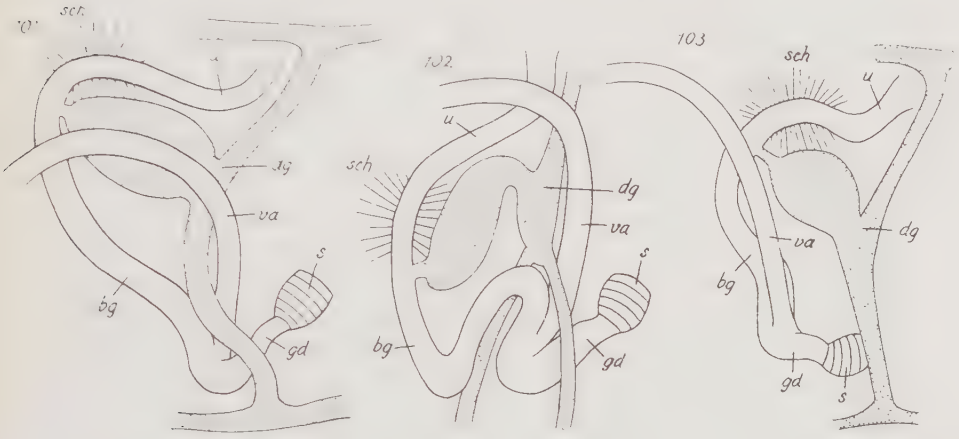
Textfig. 99. Geschlechtsreife Proglottis im optischen Querschnitt. Textfig. 100. Dieselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60 .

Längsmuskulatur kräftig, die Längsfaserbündel gross aber nicht besonders zahlreich.

Die Zahl der Hodenbläschen desselben Individuums relativ konstant, für die Art jedoch sehr variabel, nach meinen Beobachtungen 36—107 in jeder Proglottis; ihrer Form nach sind sie rundlich bis ellipsoidisch und ihrer Grösse nach ebenfalls sehr variabel, etwa 0,05—0,09 × 0,07—0,18 mm; die Grösse scheint in umgekehrtem Verhältnis zur Zahl derselben zu stehen. Vas deferens beginnt dor-

sal etwa in der Mitte der Proglottis; sein proximaler Teil verhältnismässig weit und wenig gewunden. Der Cirrusbeutel ist 0,19—0,23 mm lang bei einem grössten Querdurchmesser von 0,05—0,09 mm; seine Wandung nicht besonders dick, distal aber etwas verjüngt. Vesicula seminalis interna gross. Cirrus mit fein, fast borstenähnlich zerklüfteter Cuticula.

Die Vagina mündet im allgemeinen (in 134 Fällen von 139) hinter dem Cirrus in die schmal trichterförmige Genitalcloake; ihre Mündungspartie ist ein wenig erweitert und mit einem kräftigen Wimperbesatz ausgekleidet. Cirrusbeutel und Vagina oft ventral (97 Fälle), nicht selten aber dorsal (42 Fälle) vom Längsnerv. Das Lu-



Abothrium gadi P. J. v. Beneden.

Textfig. 101—103. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200 .

men der Vagina nimmt unter allmählicher Dickenzunahme ihrer Wandung bis zu der Vereinigung mit dem Germiduct stetig ab.

Das Germarium ist bohnen- oder nierenförmig, ganzrandig, selten sehr schwach gelappt; seine Breite beträgt 0,35—0,60 mm; Verhältnis zwischen der Breite des Germariums und der der Proglottis 1: 3—4,5; dorsoventral beträgt das Germarium 0,23—0,36 mm im Durchmesser.

Die Dotterstoecksfollikel sind gross, meistens rundlich und von einander getrennt.

Eier mit fertiggebildeten Embryonen etwa 0,08—0,10 mm im Durchmesser (Abbildung derselben bei P. J. v. Beneden 1871, Pl. VI. Fig. 17).

Das mir vorliegende Material dieser Art stammt aus den Appendices pyloricae von *Gadus callarias* L. und *G. aeglefinus* L. der schwedischen und norwegischen Westküste. Ausserdem liegt mir eine Strobila aus *G. ogac* vor »Grönland, Godhavn 21. I. 1860, Olrik leg. (K. M.)».

Ausser den jetzt behandelten Formen scheint, wie schon oben bemerkt, noch eine Form in diese Familie zu gehören, nämlich die von Linton (1898) als *Dibothrium hastatum* aus *Polyodon spathula* beschriebene, für welche Cooper (1917) die neue Gattung *Marsipometra*, als Typus einer neuen Subfamilie, Marsipometrinae, geschaffen hat. So viel ich aus der Beschreibung und den ihr beigefügten Abbildungen ersehen kann, spricht nur die Angabe, dass ein verhältnismässig grosses, von dem Ductus seminalis scharf abgesetztes Receptaculum seminis vorhanden sein soll, gegen diese Annahme. Für eine Verwandtschaft mit den Amphicotyliden sprechen dagegen ausser der allgemeinen Anordnung der Genitalorgane auch einige besondere Details, die meines Wissens unter den Pseudophyllideen nur in dieser Familie zu finden sind. Die Lage der Dotterstocksfollikel scheint nämlich mit den Verhältnissen bei den *Eubothrium*-Arten, und zwar *E. rugosum* und *arcticum* gut übereinzustimmen, während die gut ausgebildete Vesicula seminalis interna und die Lage der »Schalendrüsen» vor dem Germarium an die Verhältnisse bei den Abothriinen erinnern. Aus diesen Gründen allein etwas über die Verwandtschaftsverhältnisse zu schliessen, ist natürlich unmöglich; dass die fragliche Form in keines der eben behandelten Amphicotylidengenera unterzubringen ist, scheint mir unzweifelhaft, im übrigen kann über ihre systematische Stellung, ausser der hier ausgesprochenen Vermutung, nichts Bestimmtes ausgesagt werden.

Die eben behandelte Familie Amphicotylidae deckt sich, wie oben gesagt, mit der von Lühe (1902 b) aufgestellten Unterfamilei Amphicotylinae. In Anbetracht der prinzipiellen Übereinstimmung in der Topographie der Genitalorgane sowie der inneren weiblichen Genitalwege im Verein mit der im grossen und ganzen gleichen Entwicklungsstufe des Uterus, sind wir wohl ohne weitere Diskussion

dazu berechtigt, die hier zusammengestellten Formen als mit einander nahe verwandt zu betrachten und somit der Lühe'schen Auffassung in diesem Punkte als zutreffend beizustimmen.

Da ich die Zahl der dieser Familie zuzuzählenden Formen um mehr als das doppelte habe bereichern können, sind die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb dieser Pseudophyllideengruppe wohl jetzt klarer zu überblicken.

In der Organisation der eben behandelten, hiehergehörigen Formen spielt die verschieden weit gegangene Rudimentierung der Uterinöffnung, die Zentralisation der Dotterstocksfollikel sowie die Verdünnung der Eischale und die Umwandlung der Embryonalhülle eine hervorragende Rolle, und wie ich schon oben näher ausgeführt habe, sind alle diese Erscheinungen unzweifelhaft auf eine und dieselbe Entwicklungstendenz zurückzuführen. Da nun ferner eine weniger rudimentäre Uterinöffnung, eine periphere Lagerung der Dotterstocksfollikel u. s. w. als ursprünglichere Merkmale anzusehen sind, haben wir in diesen Erscheinungen gute Anhaltspunkte für die Beurteilung der gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse dieser Formen.

Als der ursprünglichste Repräsentant der Familie ist demzufolge *Amphicotyle heteropleura* zu bezeichnen und dieser Form schliesst sich die Gattung *Eubothrium* durch die Art *E. parvum* an. Dass indessen *Amphicotyle*, trotz ihrer ursprünglichen Züge betreffs der Lage der Dotterstocksfollikel, nicht als die direkte Urform der *Eubothrium*-Arten betrachtet werden kann, sondern eher als Glied eines von den primitivsten Amphicotyliden entstandenen Seitenzweiges anzusehen ist, geht aus mehreren Organisationseigentümlichkeiten, vor allem der inversen Lage der Uterinöffnung, genügend klar hervor.

Innerhalb der Gattung *Eubothrium* ist nun mit dem Ausgangspunkt in den Verhältnissen bei *E. parvum*, wo die Dotterstocksfollikel in mächtiger Ausbildung ganz ausserhalb der Längsmuskelbündel gelegen sind, eine Reduktion und Zentralisation der Dotterstocksfollikel in fast lückenloser Reihe bis zu den Verhältnissen bei *E. rugosum* und *arcticum* zu konstatieren, ein Umstand, der in Anbetracht der sonst fast identischen Organisation, sicherlich zur Annahme berechtigt, dass die oben aufgestellte Reihenfolge der *Eubothrium*-Arten auch in grossen Zügen die phylogenetische Entwicklung abspiegelt.

Eine weitere Stufe in dieser Entwicklungsreihe wird von den Gattungen *Bathybothrium*, *Parabothrium* und *Abothrium* repräsentiert, wo die Dotterstocksfollikel gänzlich in die Markschicht eingewandert sind. Dass diese Formen als mehr oder weniger direkt aus dem *Eubothrium*-Typus herzuleiten sind, finde ich dadurch noch bestätigt, dass der Cirrusbeutel, der bei den primitiveren *Eubothrium*-Arten eiförmig ist, bei *E. rugosum* und *arcticum*, die ja betreffs der Zentralisation der Dotterstocksfollikel am weitesten gekommen sind, genau dieselbe charakteristische Birnform aufweist, die für den Cirrusbeutel bei *Bathybothrium* und *Abothrium* kennzeichnend ist. Soweit ich habe finden können, sind auch diese beiden letzterwähnten *Eubothrium*-Arten die einzigen, wo eine konstant auftretende Vesicula seminalis interna vorkommt, was ebenfalls für *Bathybothrium*, *Parabothrium* und *Abothrium* charakteristisch ist.

Was die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen dieser drei Gattungen betrifft, so ist wohl die erstere durch den noch mit deutlichen Bothrien versehenen Scolex, die verhältnismässig weniger stark reduzierte Uterinöffnung, sowie die anscheinend den Eiern der *Eubothrium*-Arten ähnelnden Eier als die dem *Eubothrium*-Typus am nächsten stehende dieser drei Gattungen zu betrachten, während die beiden *Gadus*-Parasiten in bezug auf die Reduktion der Uterinöffnung und den Bau der Eier sich als noch weiter entwickelte Formen dokumentieren. Mit Rücksicht auf das etwas frühzeitigere Vordringen der Vorstülpung der rudimentären Uterinöffnung sowie den Umstand, dass einzelne der peripheren Dotterstocksfollikel noch ausserhalb der Markschicht gelegen sein können, muss meiner Ansicht nach *Parabothrium* als in der Entwicklung nicht ganz so weit vorgeschritten wie *Abothrium* angesehen werden.

Hiemit wäre nun nicht gesagt, dass die Vertreter dieser drei Gattungen, gleich den *Eubothrium*-Arten, eine fast gerade Entwicklungsreihe, und zwar in direkter Fortsetzung der der letzterwähnten Gattung, bilden. Durch die verschiedenartige Lage der Dotterstocksfollikel sind wir wohl vielmehr dazu berechtigt anzunehmen, dass alle drei Gattungen je eine für sie spezielle Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben; für *Parabothrium* wird dies ausserdem noch durch den abweichenden Bau von Cirrusbeutel und Mündungsabschnitt der Vagina bewiesen. Nur in weiterem Sinne kann also von einer, die ganze Familie durchgehenden, einheitlichen Entwicklungstendenz gesprochen werden.

Trotz dieser Einheitlichkeit besteht jedoch zwischen den drei eben behandelten Gattungen einerseits und *Amphicotyle* und *Eubothrium* andrerseits ein bemerkenswerter Unterschied, indem bei den letzteren, wie gewöhnlich, die inneren weiblichen Genitalleitungswege h i n t e r dem Germarium gelegen sind, während sie bei den ersteren v o r diesem liegen. Mit Rücksicht darauf, dass in dem Falle, wo diese Gänge hinter dem Germarium zu finden sind, Vagina und Dottergang von der poralen Seite in den Befruchtungsgang einmünden, und zwar so, dass der proximale Teil der Vagina vor den Dottergängen verläuft, in entgegengesetztem Falle aber Vagina und Dottergang von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmünden, wobei der proximale Teil der Vagina hinter den Dottergängen verläuft, um dann einen Bogen über die übrigen inneren weiblichen Genitalwege zu beschreiben, müssen wir annehmen, dass die Lage dieser Gänge vor dem Germarium bei *Bathybothrium*, *Parabothrium* und *Abothrium* dadurch zustande gekommen ist, dass sich das Germarium bei diesen Formen, oder vielleicht eher bei ihrer gemeinsamen Stammform, aus irgend einer Ursache um 180° um seine dorsoventrale Achse gedreht haben muss.

Zu dieser bemerkenswerten Eigentümlichkeit kommt nun auch, dass *Bathybothrium*, *Parabothrium* und *Abothrium* im Gegensatz zu *Amphicotyle* und *Eubothrium* durch eine deutlich ausgeprägte Proliferationszone und damit zusammenhängender Proglottidenbildung gekennzeichnet sind, was alles zusammen mit anderen, oben angeführten Merkmalen, für eine engere Verwandtschaft dieser drei Gattungen, *Amphicotyle* und *Eubothrium* gegenüber, zu sprechen scheint. In diesem Punkte bin ich also einer anderen Meinung als Lühe (1902 b), der die Verwandtschaft zwischen den ihm bekannten *Eubothrium*-Arten und *Bathybothrium* als »verhältnismässig enger als diejenige einer von ihnen mit *Amphicotyle*» betrachtete, eine Auffassung, die in Anbetracht des ihm zu Gebote stehenden Materiales recht verständlich ist, bei Kenntnis der oben beschriebenen Formen aber meiner Meinung nach nicht mehr als befriedigend angesehen werden kann. Um dieser meiner Auffassung einen im Systeme zum Vorschein kommenden Ausdruck zu geben, habe ich die oben durchgeführte Verteilung der Amphicotyliden-Gattungen auf die zwei Unterfamilien Amphicotylinae und Abothriinae vorgenommen.

Familie Tetrabothriidae Fuhrmann.

Scolex stets unbewaffnet, mit zwei dorsalen und zwei ventralen Bothridien sowie mit vor diesen befindlichen, muskulösen, ohrenförmigen Anhängen, seltener deformiert. Strobila mit deutlicher Proliferationszone und Proglottidenbildung, craspedot und wahrscheinlich apolytisch. Mündungen von Cirrus und Vagina randständig, streng rechtsseitig gelegen. Hodenbläschen ausschliesslich innerhalb der Längsnervenstämme. Vas deferens stark gewunden, meist deutlich in einen proximalen dünnwandigeren und weitlumigen und einen distalen, dickwandigeren und engen Abschnitt gesondert; eine Vesicula seminalis externa fehlt. Innere weibliche Genitalleitungswege hinter dem Germarium. Proximaler Teil der Vagina ohne Receptaculum seminis, von der poralen Seite in den Befruchtungsgang einmündend. Germiduct zum grösseren Teil sehr weit mit gefalteter Wandung. Unpaarer Dottergang von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmündend. Dotterstock v o r dem Germarium gelegen. Uterus sackförmig, dorsal mit stark rudimentärer oder fehlender Mündung. Eier, soweit bekannt, mit drei Hüllen. Entwicklung unbekannt. — In Cetaceen und Vögeln.

1. Gattung **Priapocephalus** n. g.

Vorderende konisch oder eichelförmig, an der Basis von einem kragenförmigen Ringwulst umgeben, wahrscheinlich als Scolex deformatus aufzufassen. Genitalcloake nicht besonders tief oder muskulös. Ein männlicher Cloakenkanal fehlt. Cirrus mit kurzen Borsten dicht besetzt. Dotterstock verhältnismässig gross, follikulär. Uterus dorsal mit mehreren rudimentären Mündungen. — Im Darm von Bartenwalen.

Typische und bis jetzt einzige Art: *P. grandis* n. sp.

Priapocephalus grandis n. g. n. sp.

(Textfig. 104—110).

M a t e r i a l: Zwei Gläser, jedes mit mehreren Strobilen, davon nur je eine mit Vorderende (Kr. M.).

Die Strobila ist stark dorsoventral abgeplattet, bandförmig, und verhältnismässig schwach craspedot. Grösstes vorhandenes Stro-

bilastück 850 mm lang bei einer grössten Breite von 12 mm und einer Dicke von etwa 2 mm; andere Stücke betragen bis 14 mm in der Breite. Eben geschlechtsreife Proglottiden im allgemeinen 5—6 mm breit und 0,5 bzw. 0,4 mm lang.

Das Vorderende ist sehr eigenartig gestaltet; die vorderste Partie ist stark angeschwollen, konisch oder eichelförmig; die darauffolgende Partie ist stielartig verjüngt und von einem kragenartigen Ringwulst umgeben. Die verschiedenartige Form der beiden vorliegenden Exemplare ist wohl nur auf verschiedenartige Kontraktionszustände zurückzuführen. Einschliesslich des Ringwulstes beträgt die Länge des Vorderendes bei beiden Exemplaren 6,5 mm; der grösste Durchmesser der vorderen Anschwellung beträgt 4 bzw. 3,7 mm, der des Ringwulstes etwa 3 mm. Wahrscheinlich wird das Vorderende bis zum Ringwulst in die Darmwand des Wirtstieres eingebohrt, wobei der Ringwulst vielleicht als eine Art von Saugscheibe wirken kann. Die ganze Bildung fungiert sicherlich als ein sehr effektives passives Haftorgan, das nur mit Schwierigkeit losgelöst werden kann; mit Ausnahme der zwei eben beschriebenen Exemplare waren alle Strobilen anscheinend knapp hinter dem Ringwulste abgerissen. Über die morphologische Deutung dieses Vorderendes kann nichts mit Bestimmtheit ausgesagt werden, da ich die kostbaren Stücke nicht in Schnittserien zerlegen wollte; es scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem, dem bei *Parabothrium bulbiferum* vorkommenden, vergleichbaren Scolex deformatus zu tun haben.

Priapocephalus grandis n. g. n. sp. Textfig. 104. Scoleces, links aus »Seihval», rechts aus »Blaahval». Etwa 3 · .

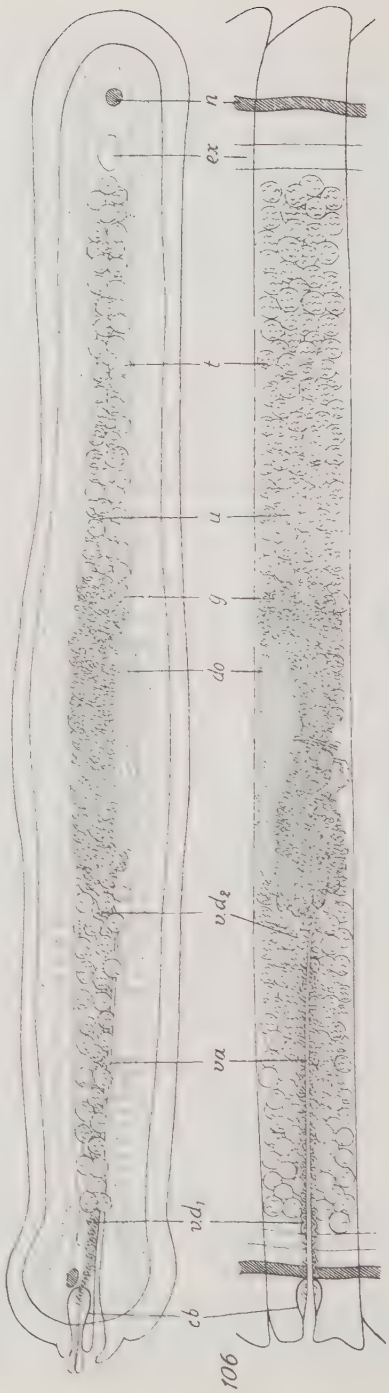
Von den Exkretionsgefässen habe ich jederseits nur ein einziges, weitlumiges Gefäss konstatieren können.

Die Längsmuskelfasern sind in zahlreichen Bündeln geordnet, ausserhalb derselben finden sich ausserdem einzelne Fasern.

Die Hodenbläschen liegen, dicht aneinandergedrängt, in zwei durch die weiblichen Genitaldrüsen scharf von einander gesonderten, nach aussen bis zu den Gefäss-Stämmen reichenden Feldern; ihre Zahl scheint zwischen 300 und 400 zu schwanken, ihr Durchmesser beträgt durchschnittlich 0,1 mm. Das Vas deferens ist stark

gewunden, beginnt dorsal vom Germarium etwa in der Mitte der Proglottis; sein distaler Abschnitt ist von beträchtlicher Ausdehnung. Der Cirrusbeutel ist birnförmig, mitunter sogar retortenförmig, 0,23—0,26 mm lang und 0,10—0,11 mm im grössten Durchmesser. Bei ausgestülptem Cirrus, wie er meist in älteren Proglottiden anzutreffen ist, ist natürlich der Cirrusbeutel viel schlanker und walzenförmig. Der Cirrus ist mit kurzen Borsten besetzt, die anscheinend leicht verloren gehen. Von einem eigentlichen männlichen Cloakenkanal kann hier nicht gesprochen werden, die Mündung des Cirrus ist jedoch von einem papillenförmigen Ringwulst umgeben. Die ausstülpbare Genitalcloake ist nicht besonders geräumig und ihre Wandung entbehrt anscheinend einer besonderen Muskulatur.

Die ventral vom Cirrus sich öffnende Mündungspartie der Vagina ist mit einem dichten Härchenpelz ausgekleidet; in ihrem weiteren Verlauf ist die Vagina viel enger und verläuft, ventral vom Vas deferens, gerade gegen die inneren weiblichen Genitalwege zu.



Priapocephalus grandis n. g. n. sp.
Textfig. 105. Geschlechtsreife Proglottis im optischen Querschnitt. Textfig. 106. Dieselbe von der Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 30×.

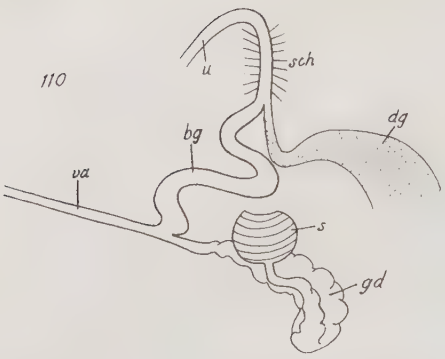
Priapocephalus grandis n. g. n. sp.

Textfig. 107—108. Cirrusbeutel, jüngere Stadien. Textfig. 109. Cirrusbeutel, älteres Stadium mit ausgestülptem Cirrus. Alle Figuren etwa 200×.

Das etwas poralwärts gelagerte Germarium ist gross, etwa 1,48—1,65 mm breit oder etwa 1/4 der Proglottisbreite; in der Längsrichtung der Proglottis sowie in dorsoventraler Richtung füllt es die Markschicht vollkommen aus; an seiner Oberfläche trägt das Germarium zahlreiche kleine Loben. Der Schluckapparat ist gross, fast kugelförmig, und der Germiduct besitzt dieselben eigenartigen Auftreibungen, die bei den übrigen Tetrabothriiden anzutreffen sind und die offenbar als eine Art von Receptaculum seminis funktionieren.

Der Dotterstock liegt im vordersten Abschnitt der Proglottis, zum Teil vor, zum Teil ventral vom Germarium; seine grösste Breitenausdehnung beträgt etwa 1 mm. Er ist nicht, wie bei anderen Tetrabothriiden, kompakt, sondern von lockerer, follikulärer Struktur.

Der Uterus ist in jüngeren geschlechtsreifen Proglottiden als eine in die Breite gestreckte Röhre ausgebildet, die sich später erweitert, die übrigen Organe mehr oder weniger völlig verdrängend.



Priapocephalus grandis n. g. n. sp. Textfig. 110. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

In Proglottiden, wo sich der Uterus zum grösseren Teil mit Eiern gefüllt hat und der dorsalen Grenze zwischen Mark- und Rindenschicht eng anliegt, sind zwischen den medianen Längsmuskelbündeln zahlreiche (wenigstens 10—12, oft noch mehr) kernreiche Zellenstränge zu beobachten, und in den ältesten mir vorliegenden Proglottiden ist die dorsale Uteruswand an diesen Stellen mit Ausbuchtungen versehen, die fast bis zur Cuticula hinaus reichen. Diese Bildungen entsprechen also vollkommen den stark rudimentären Uterinöffnungen bei den *Chaetophallus*- und vielen *Tetrabothrius*-Arten, aus welchem Grunde wir sie auch hier als solche auffassen müssen. Es besteht also bei *Priapocephalus* eine Reduplikation der rudimentären Uterinöffnung, ähnlich wie es La Rue, Beddard und Rudin bei gewissen Tetraphyllideen beobachtet haben (vgl. Rudin 1917, p. 348 ff.); ob auch bei *Priapocephalus* die Uterinöffnungen schliesslich die Cuticula durchbrechen, habe ich an dem mir vorliegenden Materiale nicht einwandfrei konstatieren können.

Über die Form und Struktur der Eier habe ich auch, des Erhaltungszustandes wegen, keine näheren Aufschlüsse erhalten können; nur so viel ist zu konstatieren, dass das Embryo nicht von einer Schale sondern von mehreren dünnen »Hüllen» (2 oder 3?) umgeben wird.

Aus dem Darme von *Balaenoptera intermedia* Burmeister und *B. borealis* Lesson (»Blaahval» und »Seihval» der norwegischen Walfänger) (S ü d l i c h e s E i s m e e r, Süd-Georgien, Jancke leg.).

2. Gattung **Chaetophallus** Nybelin 1916.

Scolex von normalem Typus. Genitalcloake tief aber wenig muskulös. Ein männlicher Cloakenkanal vorhanden aber verhältnismässig kurz. Cirrus und männlicher Cloakenkanal mit langen Borsten dicht besetzt. Dotterstock klein, kompakt. Rudimentäre

Uterinöffnung nur in der Einzahl vorhanden, in den allerletzten Stadien, soweit bekannt, stets mit einem Lumen versehen. — Im Darm von Meeresvögeln.

Typische Art: *Ch. robustus* NYBELIN.

Weitere Arten: *Ch. umbrella* (FUHRMANN), *Ch. setigera* FUHRMANN.

Textfig. 111—114. Cirrusbeutel von *Chaetophallus robustus* NYBELIN in verschiedenen Kontraktionszuständen. Textfig. 115. Cirrusbeutel mit ausgestülptem Cirrus von *Ch. umbrella* (FUHRMANN) (nach dem FUHRMANN'schen Originalmateriale). Alle Figuren etwa 340×.

Die von mir (1916) beim Aufstellen dieser neuen Tetrabothriidengattung ausgesprochene Vermutung, dass auch *Tetrabothrius umbrella* FUHRMANN hieher gehöre, hat sich als zutreffend erwiesen (FUHRMANN 1921), und ausserdem hat FUHRMANN eine Reihe weiterer Vertreter dieser Gattung angemeldet, von denen bis jetzt aber nur einer unter dem Namen *Ch. setigera* beschrieben wurde (FUHRMANN 1921).

Dagegen ist meine Angabe, dass bei *Chaetophallus robustus* keine

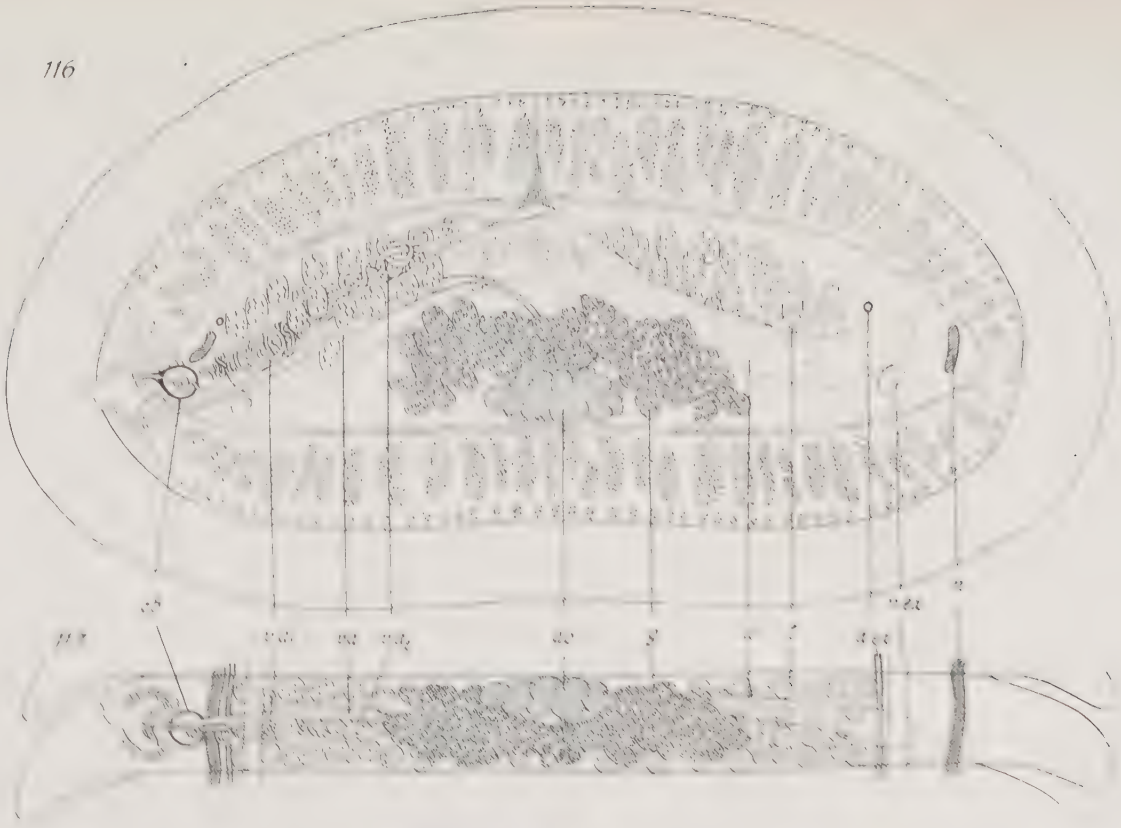
Spur eines männlichen Cloakenkanals vorhanden sei, nicht zutreffend; es besteht vielmehr, wie FUHRMANN richtig vermutete, auch hier ein kurzer männlicher Cloakenkanal, auch wenn sein Vorhandensein bei dem von mir zuerst untersuchten Exemplare (Textfig. 111 u. 112) wegen des Kontraktionszustandes schwer zu erkennen war. Durch Heranziehen neuer Präparate meines Materiales (Textfig. 113 u. 114) sowie einiger mir von Prof. FUHRMANN gütigst zum Vergleich übersandten Schnittpräparate des Originalmateriales von *Ch. umbrella* habe ich mich überzeugen können, dass der Cirrusbeutel nicht direkt an die Genitalcloake grenzt, und dass folglich auch hier von einem männlichen Cloakenkanal gesprochen werden muss, auch wenn einzelne Muskelfasern des Cirrusbeutels von den übrigen abzweigen und bis an die Wand der Genitalcloake verlaufen.

Betreffs der von FUHRMANN vermuteten Identität zwischen *Ch. robustus* und *Ch. umbrella* kann ich leider nichts bestimmtes aussagen, da die mir vorliegenden Exemplare, wie schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnt, nur die männliche Reife erreicht haben. Was den Verlauf der Vagina betrifft, so beschreibt sie auch bei den mir vorliegenden Exemplaren keine solche Doppelschlinge zwischen den Exkretionsstämmen, wie es für *Ch. umbrella* charakteristisch ist; wie FUHRMANN aber bemerkt hat, ist allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen, dass in den völlig geschlechtsreifen Gliedern der Verlauf der Vagina sich anders, und zwar etwa wie bei *Ch. umbrella*, gestalten kann. Auch wenn wir also hiedurch die Frage nicht entscheiden können, scheint mir sowohl die kräftigere Entwicklung der Muskulatur als auch die höhere Zahl der Hodenbläschen viel mehr gegen als für eine Identität der beiden Formen zu sprechen.

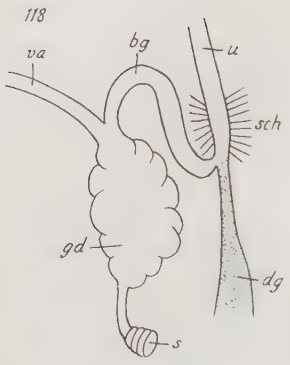
Auf die Organisation der Genitalorgane brauche ich hier nicht näher einzugehen, da diese, mit Ausnahme der Endteile der Genitalausführungswege, mit den Verhältnissen bei den *Tetrabothrius*-Arten im Prinzip übereinzustimmen scheint (vgl. FUHRMANN 1921). Nur sei hier bemerkt, dass, soweit bekannt, die Uterinöffnung, obwohl stark rudimentär, doch stets als solche deutlich zu erkennen ist und sogar in den reifsten Gliedern den Uterus in offene Kommunikation mit der Aussenwelt bringen kann.

3. Gattung **Tetrabothrius** (RUDOLPHI 1819) LÜHE 1899.

Scolex meistens von normalem Typus, seltener deformiert. Genitalcloake tief und meistens mit stark muskulösen Wandungen.



Textfig. 11b [illegible] Ventralfläche aus gesehen. Beide Figuren etwa 60×.



Tetrabothrius polyorchis Nybelin.

Textfig. 118. Innere weibliche Genitalwege von vorne gesehen. Etwa 200×.

Ein männlicher Cloakenkanal stets vorhanden, meistens verhältnismässig lang. Cirrus und männlicher Cloakenkanal glatt oder höchstens fein und spärlich behaart. Dotterstock klein, kompakt. Rudimentäre Uterinöffnung bald noch ziemlich deutlich und mit Lumen versehen, bald nur als parenchymreicher Zellenstrang vorhanden, bald völlig fehlend. — Im Darm von Zahnwalen und Vögeln.

Typische Art: *T. immerinus* (Abildgaard) [= *T. macrocephalus* (Rudolphi)].

Da die Vertreter dieser Gattung eine sehr gleichartige und in vielen Fällen schon gut beschriebene Organisation aufweisen, und die spezifischen Verschiedenheiten der einzelnen Arten für die folgende Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tetrabothriiden keine Rolle spielen, begnüge ich mich hier mit der beigefügten bildlichen Darstellung einer geschlechtsreifen Proglottis sowie der inneren weiblichen Genitalwege von *T. polyorchis* Nybelin. Besonderes Interesse verdient aber die Ausbildung der Uterinöffnung bei den verschiedenen Arten. Diese Bildung ist für die Tetrabothriiden zuerst von Spätlich (1909) nachgewiesen und folgendermassen beschrieben: »Im Anschluss hieran (d. h. an die Beschreibung des Uterus der drei untersuchten Arten) möchte ich noch einen an Kernen reichen Zellenstrang erwähnen, der sich von der Dorsalseite der vordersten Stelle des Uterus zwischen der Transversal- und Longitudinalmuskulatur hindurch bis an die Cuticula hin erstreckt. Ich fand ihn regelmässig bei *Tetrabothrius laccocephalus*, aber auch bei *T. macrocephalus*, wo er den bisherigen Autoren entgangen ist. Bei *T. procerus* dagegen konnte ich diese Bildung nie bemerken. Welche Bedeutung diesem Zellenstrang zukommt, ist mir ungewiss, da aus seiner Struktur kein bestimmter Schluss zu ziehen ist. Vielleicht kann man ihn für das Rudiment einer ehemaligen Mündung des Uterus nach aussen halten, da ja nach Spengel's Auffassung das Fehlen einer Uterusöffnung bei Cestoden nichts Ursprüngliches, vielmehr durch Verlust einer solchen zu erklären ist. Die Bildung oder auch nur Andeutung eines Lumens in dem dorsalen Zellenstrange konnte ich nie bemerken.» (l. c., p. 35).

Später sind ähnliche Bildungen auch von Fuhrmann (1921) für *Tetrabothrius diomedeae* Fuhrmann, *T. pseudoporus* Fuhrmann und *T. antarcticus* Fuhrmann angegeben worden. Selbst fand ich diese Bildung bei *T. polyorchis*, in jungen geschlechtsreifen Proglottiden ebenfalls als einen kernreichen Zellenstrang, in den ältesten Gliedern dagegen mit einem deutlichen Lumen versehen, das, wahrscheinlich durch äussere Einwirkung, sogar in offener Verbindung mit der Aussenwelt stehen konnte. Eine ähnliche Ausbildung besitzt nach dem mir vorliegenden Materiale auch die Uterinöffnung bei *T. erostris* (Lönnberg), nur mit dem Unterschiede, dass sie hier verhältnismässig später zur Ausbildung gelangt. Auch bei *T. triangularis* (Diesing) scheint die Uterinöffnung verhältnismässig gut ausgebildet zu sein, während ich sie bei anderen Arten, darunter den von Spätlich untersuchten *T. immerinus* (Abildgaard) und *T. laccocephalus* Spätlich, auch in den reifsten Proglottiden nur in Form eines kompakten Zellenstranges fand und bei anderen nicht einmal die geringste Spur eines solchen Zellenstranges konstatieren konnte.

Mit der in vielen Hinsichten interessanten Form *Priapocephalus grandis* hat sich unsere Kenntnis der Familie Tetrabothriidae bedeutend erweitert. Dass diese Form tatsächlich mit den *Chaetophallus-* und *Tetrabothrius*-Arten sehr nahe verwandt sein muss, geht vor allem aus der Lage des Dotterstockes sowie der eigenartigen Entwicklung des Germiducts unzweideutig hervor*). Ebenfalls scheint es mir ganz klar, dass wir in *Priapocephalus* den am ursprünglichsten organisierten der jetzt bekannten Tetrabothriiden vor uns haben. Hiefür sprechen nämlich die einfach gebaute Genitalcloake, das Fehlen eines männlichen Cloakenkanals, sowie die noch recht gut ausgebildeten Uterinöffnungen; auch sehe ich die Grösse und follikuläre Struktur des Dotterstockes den Verhältnissen bei den *Chaetophallus-* und *Tetrabothrius*-Arten gegenüber als Zeichen eines ursprünglicheren Zustandes an. Dieser Form schliesst sich dann die Gattung *Chaetophallus* mit der tieferen aber noch wenig muskulösen Genitalcloake, dem kurzen männlichen Cloaken-

*) Die neuerdings von Baylis (1914) aufgestellte und seiner Meinung nach wahrscheinlich der Familie Tetrabothriidae einzuverleibende Gattung *Octopetalum* hat, mit Ausnahme der ganz oberflächlichen Ähnlichkeit im Aussehen des Scolex, mit den Tetrabothriiden gar nichts zu tun.

kanal und der ebenfalls recht wohl erhaltenen Uterinöffnung an, während die *Tetrabothrius*-Arten mit ihrer tiefen und muskulösen Genitalcloake, ihrem gut ausgebildeten männlichen Cloakenkanal und der meistens sehr stark rudimentären bis völlig fehlenden Uterinöffnung als am weitesten fortgeschrittene Formen des Tetrabothriidentypus zu betrachten sind.

Dass wir es aber auch hier nicht mit einer reinen phylogenetischen Formenserie zu tun haben, ist wohl überflüssig besonders zu betonen. Auch wenn die *Chaetophallus*-Arten als die direkten Vorfahren der *Tetrabothrius*-Arten angesehen werden könnten, so kann natürlich *Priapocephalus* mit seinem deformierten Scolex und den in jedem Gliede in der Mehrzahl vorhandenen Uterinöffnungen nicht als direkter Ausgangstypus für die übrigen Vertreter der Familie in Anspruch genommen werden.

Bevor ich zu einer Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse der Familie übergehe, möchte ich einen Versuch zur morphologischen Deutung des für diese Familie charakteristischen männlichen Cloakenkanals kurz erwähnen. Mit den Verhältnissen bei *Priapocephalus* und den hier abgebildeten *Chaetophallus*-Arten vor Augen (Textfig. 107—109, 111—115), scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass der lange Cloakenkanal bei den *Tetrabothrius*-Arten nicht durch einfache Einsenkung des Cirrusbeutels zustande gekommen ist, sondern eher durch allmählich nach innen fortschreitende Verlötung der distalen Teile von Cirrusbeutel und Cirrus. Die bei den *Tetrabothrius*-Arten als Cirrusbeutel gedeutete Bildung wäre dann nicht mit dem ganzen Cirrusbeutel bei *Priapocephalus* (und anderen Cestoden) homolog, sondern nur mit dessen bei *Priapocephalus* rundlichen und etwas abgesetzten proximalen Teil, und der männliche Cloakenkanal wäre, zum grössten Teil wenigstens, mit dem distalen Teil des eingestülpten Cirrus bei *Priapocephalus* zu homologisieren. Für die Bildung des distalen Abschnittes des männlichen Cloakenkanals kommt wohl auch die papillenförmige Erhebung der Cloakenwand um die ursprüngliche Cirrusöffnung herum in Betracht.

Es gibt wohl keine anderen Cestodenformen, über deren systematische Stellung im Laufe der Zeit die Ansichten in so vielen und von einander divergierenden Richtungen gegangen sind, wie die Te-

Später sind ähnliche Bildungen auch von Fuhrmann (1921) für *Tetrabothrius diomedeae* Fuhrmann, *T. pseudoporus* Fuhrmann und *T. antarcticus* Fuhrmann angegeben worden. Selbst fand ich diese Bildung bei *T. polyorchis*, in jungen geschlechtsreifen Proglottiden ebenfalls als einen kernreichen Zellenstrang, in den ältesten Gliedern dagegen mit einem deutlichen Lumen versehen, das, wahrscheinlich durch äussere Einwirkung, sogar in offener Verbindung mit der Aussenwelt stehen konnte. Eine ähnliche Ausbildung besitzt nach dem mir vorliegenden Materiale auch die Uterinöffnung bei *T. erostris* (Lönnberg), nur mit dem Unterschiede, dass sie hier verhältnismässig später zur Ausbildung gelangt. Auch bei *T. triangularis* (Diesing) scheint die Uterinöffnung verhältnismässig gut ausgebildet zu sein, während ich sie bei anderen Arten, darunter den von Spätlich untersuchten *T. immerinus* (Abildgaard) und *T. laccocephalus* Spätlich, auch in den reifsten Proglottiden nur in Form eines kompakten Zellenstranges fand und bei anderen nicht einmal die geringste Spur eines solchen Zellenstranges konstatieren konnte.

Mit der in vielen Hinsichten interessanten Form *Priapocephalus grandis* hat sich unsere Kenntnis der Familie Tetrabothriidae bedeutend erweitert. Dass diese Form tatsächlich mit den *Chaetophallus-* und *Tetrabothrius*-Arten sehr nahe verwandt sein muss, geht vor allem aus der Lage des Dotterstockes sowie der eigenartigen Entwicklung des Germiducts unzweideutig hervor*). Ebenfalls scheint es mir ganz klar, dass wir in *Priapocephalus* den am ursprünglichsten organisierten der jetzt bekannten Tetrabothriiden vor uns haben. Hiefür sprechen nämlich die einfach gebaute Genitalcloake, das Fehlen eines männlichen Cloakenkanals, sowie die noch recht gut ausgebildeten Uterinöffnungen; auch sehe ich die Grösse und follikuläre Struktur des Dotterstockes den Verhältnissen bei den *Chaetophallus-* und *Tetrabothrius*-Arten gegenüber als Zeichen eines ursprünglicheren Zustandes an. Dieser Form schliesst sich dann die Gattung *Chaetophallus* mit der tieferen aber noch wenig muskulösen Genitalcloake, dem kurzen männlichen Cloaken-

*) Die neuerdings von Baylis (1914) aufgestellte und seiner Meinung nach wahrscheinlich der Familie Tetrabothriidae einzuverleibende Gattung *Octopetalum* hat, mit Ausnahme der ganz oberflächlichen Ähnlichkeit im Aussehen des Scolex, mit den Tetrabothriiden gar nichts zu tun.

kanal und der ebenfalls recht wohl erhaltenen Uterinöffnung an, während die *Tetrabothrius*-Arten mit ihrer tiefen und muskulösen Genitalcloake, ihrem gut ausgebildeten männlichen Cloakenkanal und der meistens sehr stark rudimentären bis völlig fehlenden Uterinöffnung als am weitesten fortgeschrittene Formen des Tetrabothriidentypus zu betrachten sind.

Dass wir es aber auch hier nicht mit einer reinen phylogenetischen Formenserie zu tun haben, ist wohl überflüssig besonders zu betonen. Auch wenn die *Chaetophallus*-Arten als die direkten Vorfahren der *Tetrabothrius*-Arten angesehen werden könnten, so kann natürlich *Priapocephalus* mit seinem deformierten Scolex und den in jedem Gliede in der Mehrzahl vorhandenen Uterinöffnungen nicht als direkter Ausgangstypus für die übrigen Vertreter der Familie in Anspruch genommen werden.

Bevor ich zu einer Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse der Familie übergehe, möchte ich einen Versuch zur morphologischen Deutung des für diese Familie charakteristischen männlichen Cloakenkanals kurz erwähnen. Mit den Verhältnissen bei *Priapocephalus* und den hier abgebildeten *Chaetophallus*-Arten vor Augen (Textfig. 107—109, 111—115), scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass der lange Cloakenkanal bei den *Tetrabothrius*-Arten nicht durch einfache Einsenkung des Cirrusbeutels zustande gekommen ist, sondern eher durch allmählich nach innen fortschreitende Verlötung der distalen Teile von Cirrusbeutel und Cirrus. Die bei den *Tetrabothrius*-Arten als Cirrusbeutel gedeutete Bildung wäre dann nicht mit dem ganzen Cirrusbeutel bei *Priapocephalus* (und anderen Cestoden) homolog, sondern nur mit dessen bei *Priapocephalus* rundlichen und etwas abgesetzten proximalen Teil, und der männliche Cloakenkanal wäre, zum grössten Teil wenigstens, mit dem distalen Teil des eingestülpten Cirrus bei *Priapocephalus* zu homologisieren. Für die Bildung des distalen Abschnittes des männlichen Cloakenkanals kommt wohl auch die papillenförmige Erhebung der Cloakenwand um die ursprüngliche Cirrusöffnung herum in Betracht.

Es gibt wohl keine anderen Cestodenformen, über deren systematische Stellung im Laufe der Zeit die Ansichten in so vielen und von einander divergierenden Richtungen gegangen sind, wie die Te-

trabothriiden. Die zuerst angetroffene, hiehergehörige Art wurde von Abildgaard (1790) unter dem Namen *Taenia immerina* beschrieben; diese Art reihte Rudolphi (1810), unter Veränderung des Artnamens in *macrocephalus*, zusammen mit den meisten ihm bekannten Pseudophyllideen in die Gruppe Inermes der Gattung *Bothriocephalus*. In »Entozoorum Synopsis» stellte nun Rudolphi für diese und eine zweite hiehergehörige Art nebst zwei Tetraphyllideen die Gruppe Tetrabothrii auf, die von Nitsch (1824) als Untergattung, von Diesing (1850-51) als selbständige Gattung (*Tetrabothrium*) gerechnet wurde. Es wurden nun die Tetrabothriiden den Tetraphyllideen zugezählt, bis Monticelli (1892 c) für eine hiehergehörige Form die Gattung *Prosthecocotyle* creierte und sie auf Grund des einheitlichen Dotterstockes den Cyclophyllideen zuzählte; in diese Gattung wurden nun von Fuhrmann (1898) sämtliche übrigen Tetrabothriiden (im heutigen Sinne) gestellt. Der von Monticelli gegebene Gattungsnamen wurde von Lühe (1899 a) zu *Tetrabothrius* geändert; für diese Gattung stellte Braun in »Bronn» die Unterfamilie Tetrabothriinae auf, der im Fuhrmann'schen Cyclophyllideensystem von 1908 der Rang einer Familie zugeteilt wurde.

Im Vorkommen eines einheitlichen Dotterstockes besitzen die Tetrabothriiden ein Merkmal, das unter allen Cestoden nur den Cyclophyllideen zukommt, aus welchem Grunde ihr Einreihen in diese Ordnung als selbstverständlich angesehen worden ist. Bei einer näheren Betrachtung der Organisation der Tetrabothriiden fällt aber eine Reihe Züge auf, die den übrigen Cyclophyllideen völlig fremd sind und den Tetrabothriiden eine Sonderstellung allen übrigen Familien gegenüber zusichern. Schon im Bau des Scolex stehen sie mit ihren löffelförmigen Bothridien und den »ohrenförmigen Anhängen» den Cyclophyllideen, deren Saugorgane ja stets Saugnäpfe sind, scharf gegenüber. In der Proglottisanatomie weichen sie durch die Lage des Dotterstockes v o r dem Germarium von allen Cyclophyllideen ab, bei welchen der Dotterstock, wie bekannt, h i n t e r dem Germarium gelegen ist. Hiezu kommt nun endlich, dass viele Tetrabothriiden eine, wenn auch stark rudimentäre, Uterinöffnung besitzen, eine Bildung, die soweit bekannt, den Cyclophyllideen nie zukommt. Durch diese Organisationseigentümlichkeiten nehmen also die Tetrabothriiden, in die Ordnung Cyclophyllidea eingereiht, eine völlig isolierte Stellung ein.

Nachdem ich nun die Organisation von *Priapocephalus* wie auch die der eben behandelten Familie Amphicotylidae, und zwar die der Abothriinen, kennen gelernt hatte, fiel es mir sofort auf, dass die in dieser Familie zu konstatierende Entwicklungstendenz schliesslich zu einem Organisationstypus führen muss, der in vielen wichtigen Punkten mit dem für die Tetrabothriiden charakteristischen übereinstimmt, und dass wir also in den Amphicotyliden vielleicht einige den Stammformen der Tetrabothriiden sehr nahestehende Formen vor uns haben könnten.

Wie eben bemerkt, finden wir unter den Tetrabothriiden, und zwar in den Gattungen *Chaetophallus* und *Tetrabothrius* (*Priapocephalus* kann ja in dieser Hinsicht nur zum Teil mit berücksichtigt werden) betreffs der Uterinöffnung eine ganze Serie von Reduktionsstadien von den *Chaetophallus*-Arten und *Tetrabothrius polyorchis* und *erostris*, wo das Rudiment noch mit einem Lumen versehen ist, über die Formen, wo die ehemalige Öffnung durch den kompakten Zellenstrang noch angedeutet wird, bis zu denjenigen, wo auch diese letzte Andeutung nicht mehr zu beobachten ist. In dieser Hinsicht reihen sich also die Tetrabothriiden den Amphicotyliden an, und zwar mit Vermittelung von *Abothrium gadi*.

In bezug auf die Zentralisation und Reduktion der Dotterstocksfollikel können wohl die Verhältnisse bei den Tetrabothriiden ebenfalls aus jenen der Abothriinen hergeleitet werden, auch wenn die Formenserie hier mit den uns jetzt bekannten Formen bei weitem nicht so lückenlos wie im vorigen Falle aufgestellt werden kann. Dass eine Zentralisation der Dotterstocksfollikel vor sich geht, ist ja unleugbar, und nichts berechtigt uns zur Annahme, dass diese Zentralisation in den Verhältnissen bei den Abothriinen ihren Endpunkt erreicht hat. Und da andrerseits der Dotterstock bei der ursprünglichsten Tetrabothriidengattung, *Priapocephalus*, eine verhältnismässig mächtige Ausdehnung und ausserdem eine sehr lockere, follikuläre Struktur aufweist, scheint mir nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass der Dotterstock bei *Priapocephalus* aus einem Zustand, ähnlich demjenigen, den wir bei *Parabothrium* finden, direkt hervorgegangen ist.

Auch betreffs des Baues der Eier scheinen ja die Abothriinen, und zwar ihre marinen Vertreter, Verhältnisse aufweisen zu können, die zu den bei den Tetrabothriiden vorkommenden hinüberleiten. Es braucht sich nur die Hüllmembran, ähnlich wie die Embryonal-

trabothriiden. Die zuerst angetroffene, hiehergehörige Art wurde von ABILDGAARD (1790) unter dem Namen *Taenia immerina* beschrieben; diese Art reihte RUDOLPHI (1810), unter Veränderung des Artnamens in *macrocephalus*, zusammen mit den meisten ihm bekannten Pseudophyllideen in die Gruppe Inermes der Gattung *Bothriocephalus*. In »Entozoorum Synopsis» stellte nun RUDOLPHI für diese und eine zweite hiehergehörige Art nebst zwei Tetraphyllideen die Gruppe Tetrabothrii auf, die von NITSCH (1824) als Untergattung, von DIESING (1850-51) als selbständige Gattung (*Tetrabothrium*) gerechnet wurde. Es wurden nun die Tetrabothriiden den Tetraphyllideen zugezählt, bis MONTICELLI (1892 c) für eine hiehergehörige Form die Gattung *Prosthecocotyle* creierte und sie auf Grund des einheitlichen Dotterstockes den Cyclophyllideen zuzählte; in diese Gattung wurden nun von FUHRMANN (1898) sämtliche übrigen Tetrabothriiden (im heutigen Sinne) gestellt. Der von MONTICELLI gegebene Gattungsnamen wurde von LÜHE (1899 a) zu *Tetrabothrius* geändert; für diese Gattung stellte BRAUN in »BRONN» die Unterfamilie Tetrabothriinae auf, der im FUHRMANN'schen Cyclophyllideensystem von 1908 der Rang einer Familie zugeteilt wurde.

Im Vorkommen eines einheitlichen Dotterstockes besitzen die Tetrabothriiden ein Merkmal, das unter allen Cestoden nur den Cyclophyllideen zukommt, aus welchem Grunde ihr Einreihen in diese Ordnung als selbstverständlich angesehen worden ist. Bei einer näheren Betrachtung der Organisation der Tetrabothriiden fällt aber eine Reihe Züge auf, die den übrigen Cyclophyllideen völlig fremd sind und den Tetrabothriiden eine Sonderstellung allen übrigen Familien gegenüber zusichern. Schon im Bau des Scolex stehen sie mit ihren löffelförmigen Bothridien und den »ohrenförmigen Anhängen» den Cyclophyllideen, deren Saugorgane ja stets Saugnäpfe sind, scharf gegenüber. In der Proglottisanatomie weichen sie durch die Lage des Dotterstockes v o r dem Germarium von allen Cyclophyllideen ab, bei welchen der Dotterstock, wie bekannt, h i n t e r dem Germarium gelegen ist. Hiezu kommt nun endlich, dass viele Tetrabothriiden eine, wenn auch stark rudimentäre, Uterinöffnung besitzen, eine Bildung, die soweit bekannt, den Cyclophyllideen nie zukommt. Durch diese Organisationseigentümlichkeiten nehmen also die Tetrabothriiden, in die Ordnung Cyclophyllidea eingereiht, eine völlig isolierte Stellung ein.

Nachdem ich nun die Organisation von *Priapocephalus* wie auch die der eben behandelten Familie Amphicotylidae, und zwar die der Abothriinen, kennen gelernt hatte, fiel es mir sofort auf, dass die in dieser Familie zu konstatierende Entwicklungstendenz schliesslich zu einem Organisationstypus führen muss, der in vielen wichtigen Punkten mit dem für die Tetrabothriiden charakteristischen übereinstimmt, und dass wir also in den Amphicotyliden vielleicht einige den Stammformen der Tetrabothriiden sehr nahestehende Formen vor uns haben könnten.

Wie eben bemerkt, finden wir unter den Tetrabothriiden, und zwar in den Gattungen *Chaetophallus* und *Tetrabothrius* (*Priapocephalus* kann ja in dieser Hinsicht nur zum Teil mit berücksichtigt werden) betreffs der Uterinöffnung eine ganze Serie von Reduktionsstadien von den *Chaetophallus*-Arten und *Tetrabothrius polyorchis* und *erostris*, wo das Rudiment noch mit einem Lumen versehen ist, über die Formen, wo die ehemalige Öffnung durch den kompakten Zellenstrang noch angedeutet wird, bis zu denjenigen, wo auch diese letzte Andeutung nicht mehr zu beobachten ist. In dieser Hinsicht reihen sich also die Tetrabothriiden den Amphicotyliden an, und zwar mit Vermittelung von *Abothrium gadi*.

In bezug auf die Zentralisation und Reduktion der Dotterstocksfollikel können wohl die Verhältnisse bei den Tetrabothriiden ebenfalls aus jenen der Abothriinen hergeleitet werden, auch wenn die Formenserie hier mit den uns jetzt bekannten Formen bei weitem nicht so lückenlos wie im vorigen Falle aufgestellt werden kann. Dass eine Zentralisation der Dotterstocksfollikel vor sich geht, ist ja unleugbar, und nichts berechtigt uns zur Annahme, dass diese Zentralisation in den Verhältnissen bei den Abothriinen ihren Endpunkt erreicht hat. Und da andrerseits der Dotterstock bei der ursprünglichsten Tetrabothriidengattung, *Priapocephalus*, eine verhältnismässig mächtige Ausdehnung und ausserdem eine sehr lockere, follikuläre Struktur aufweist, scheint mir nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass der Dotterstock bei *Priapocephalus* aus einem Zustand, ähnlich demjenigen, den wir bei *Parabothrium* finden, direkt hervorgegangen ist.

Auch betreffs des Baues der Eier scheinen ja die Abothriinen, und zwar ihre marinen Vertreter, Verhältnisse aufweisen zu können, die zu den bei den Tetrabothriiden vorkommenden hinüberleiten. Es braucht sich nur die Hüllmembran, ähnlich wie die Embryonal-

hülle bei *Abothrium* und *Parabothrium* umzuwandeln, um mit den von drei dünnen Schalen oder Hüllen umgebenen Embryonen der *Tetrabothrius*-Arten völlig übereinzustimmen. Leider habe ich bei *Priapocephalus* nicht feststellen können, ob bei dieser Form zwei oder drei Hüllen vorhanden sind.

Betreffs der drei eben behandelten Erscheinungen, die ja, wie vorher näher besprochen wurde, meiner Ansicht nach mit einander sehr innig verknüpft sind und somit in diesem Zusammenhange eigentlich als e i n e Erscheinung betrachtet werden können, scheint also nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass der Tetrabothriidentypus eine direkte Fortsetzung des Abothriinentypus bildet. Dies beweist aber an und für sich gar nichts, wenn es darauf ankommt, über die Verwandtschaftsverhältnisse klar zu werden, denn, wie ich ebenfalls schon oben bemerkt habe, wurzelt diese Gesamterscheinung sicherlich in der Apolysie der Strobila und kann also wie diese, ohne Rücksicht auf Verwandtschaft bei den verschiedensten Cestodenformen entstanden sein. Wenn also die Tatsache, dass die Tetrabothriiden in diesen Punkten aus den Abothriinen hergeleitet werden k ö n n e n, nicht als Beweis für eine wahre Verwandtschaft gelten, sondern ebensogut als eine blosse Konvergenzerscheinung gedeutet werden kann, so bildet sie doch eine fast notwendige Voraussetzung dafür, dass eine derartige, durch andere Tatsachen gestützte Herleitung überhaupt denkbar sein soll.

Gibt es nun solche Tatsachen, die für eine wahre Verwandtschaft zwischen Abothriinen und Tetrabothriiden sprechen? Ich glaube ja.

Erstens erblicke ich in der bei den Abothriinen vorkommenden Lage der inneren weiblichen Genitalleitungswege und somit auch der zentralen Dottergänge v o r dem Germarium und in der bei den Tetrabothriiden zu beobachtende Lage des Dotterstockes ebenfalls v o r dem Germarium eine Übereinstimmung, die mir in Anbetracht der recht weit fortgeschrittenen Zentralisation der Dotterstocksfollikel bei den ersteren, mehr als rein zufällig betrachtet werden muss.

Zweitens gewinnen wir auch durch die Verlagerung der weiblichen Genitalwege bei den Abothriinen eine Erklärung des Umstandes, dass bei den Tetrabothriiden die Vagina von der poralen, der Dottergang dagegen von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmündet. Wie es dazu kommt, dass der proximale Teil der Vagina poral vom ventral verlaufenden Dottergang zu liegen kommt (er liegt ja bei den Abothriinen in der Regel a p o r a l von diesem Dotter-

gange, vgl. Textfig. 101), ist natürlich schwer zu sagen. Dass eine derartige Verlagerung überhaupt möglich ist und sogar schon bei den Abothriinen, freilich nur als Ausnahmsfall, auftreten kann, beweisen die auf Textfig. 103 abgebildeten Verhältnisse bei *Abothrium gadi*.

Da nun aber die inneren weiblichen Genitalwege bei den Tetrabothriiden hinter dem Germarium gelegen sind, so müssen wir annehmen, entweder dass sich das Germarium aus irgend einem Grunde wiederum um seine dorsoventrale Achse zurückgedreht hat, oder dass die Gänge auf irgend eine Weise eine Verschiebung nach hinten erfahren haben.

Drittens scheint mir die für die ursprünglicheren Tetrabothriiden so charakteristische Borstenbewaffnung des Cirrus und der Mündungspartie der Vagina sich aus der zerklüfteten Cuticula dieser Teile bei den Amphicotyliden entwickelt zu haben oder ist wenigstens aus dieser unschwer herzuleiten; namentlich bei *Abothrium gadi*, welche Form auch in dieser Hinsicht den Übergang vermittelt, ist diese Bewaffung der bei *Priapocephalus* vorkommenden sehr ähnlich. Es scheint mir im Anschluss hieran auch nicht ganz ohne Bedeutung, dass der Cirrusbeutel bei *Abothrium* seiner Form nach eine auffallend grosse Ähnlichkeit mit dem Cirrusbeutel von *Priapocephalus* aufweist, besonders in Anbetracht der oben gegebenen Deutung des Entstehens des für die Tetrabothriiden so charakteristischen männlichen Cloakenkanales und rundlichen Cirrusbeutels.

Es gibt auch einige andere Merkmale bei den Amphicotyliden, die, zwar an und für sich von geringerem Wert, jedoch dazu beitragen, das Gesamtbild der Übereinstimmungen zu vervollständigen, aus welchem Grunde ich sie hier vorübergehend erwähne. Es sind dies erstens die ausgesprochene Tendenz zur Einseitigkeit in der Lage der Genitalöffnungen, zweitens die Anordnung der Längsmuskulatur in schärfer umgrenzten Bündeln bei *Amphicotyle*, *Parabothrium* und *Abothrium* und drittens das Vorkommen einer deutlichen Proliferationszone sowie von die Genitalkomplexe trennenden Transversalmuskellagen bei den Abothriinen.

In allen diesen Hinsichten besteht also zwischen den Amphicotyliden und den Tetrabothriiden eine auffallende Übereinstimmung der Organisation und zwar so, dass die Verhältnisse, die am meisten mit jenen bei den Tetrabothriiden übereinstimmen, unter den am meisten spezialisierten Amphicotyliden, den Abothriinen, anzutreffen sind, was ja in diesem Falle von Bedeutung ist. Schwerlich kann man

hülle bei *Abothrium* und *Parabothrium* umzuwandeln, um mit den von drei dünnen Schalen oder Hüllen umgebenen Embryonen der *Tetrabothrius*-Arten völlig übereinzustimmen. Leider habe ich bei *Priapocephalus* nicht feststellen können, ob bei dieser Form zwei oder drei Hüllen vorhanden sind.

Betreffs der drei eben behandelten Erscheinungen, die ja, wie vorher näher besprochen wurde, meiner Ansicht nach mit einander sehr innig verknüpft sind und somit in diesem Zusammenhange eigentlich als e i n e Erscheinung betrachtet werden können, scheint also nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass der Tetrabothriidentypus eine direkte Fortsetzung des Abothriinentypus bildet. Dies beweist aber an und für sich gar nichts, wenn es darauf ankommt, über die Verwandtschaftsverhältnisse klar zu werden, denn, wie ich ebenfalls schon oben bemerkt habe, wurzelt diese Gesamterscheinung sicherlich in der Apolysie der Strobila und kann also wie diese, ohne Rücksicht auf Verwandtschaft bei den verschiedensten Cestodenformen entstanden sein. Wenn also die Tatsache, dass die Tetrabothriiden in diesen Punkten aus den Abothriinen hergeleitet werden k ö n n e n, nicht als Beweis für eine wahre Verwandtschaft gelten, sondern ebensogut als eine blosse Konvergenzerscheinung gedeutet werden kann, so bildet sie doch eine fast notwendige Voraussetzung dafür, dass eine derartige, durch andere Tatsachen gestützte Herleitung überhaupt denkbar sein soll.

Gibt es nun solche Tatsachen, die für eine wahre Verwandtschaft zwischen Abothriinen und Tetrabothriiden sprechen? Ich glaube ja.

Erstens erblicke ich in der bei den Abothriinen vorkommenden Lage der inneren weiblichen Genitalleitungswege und somit auch der zentralen Dottergänge v o r dem Germarium und in der bei den Tetrabothriiden zu beobachtende Lage des Dotterstockes ebenfalls v o r dem Germarium eine Übereinstimmung, die mir in Anbetracht der recht weit fortgeschrittenen Zentralisation der Dotterstocksfollikel bei den ersteren, mehr als rein zufällig betrachtet werden muss.

Zweitens gewinnen wir auch durch die Verlagerung der weiblichen Genitalwege bei den Abothriinen eine Erklärung des Umstandes, dass bei den Tetrabothriiden die Vagina von der poralen, der Dottergang dagegen von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmündet. Wie es dazu kommt, dass der proximale Teil der Vagina poral vom ventral verlaufenden Dottergang zu liegen kommt (er liegt ja bei den Abothriinen in der Regel a p o r a l von diesem Dotter-

gange, vgl. Textfig. 101), ist natürlich schwer zu sagen. Dass eine derartige Verlagerung überhaupt möglich ist und sogar schon bei den Abothriinen, freilich nur als Ausnahmsfall, auftreten kann, beweisen die auf Textfig. 103 abgebildeten Verhältnisse bei *Abothrium gadi*.

Da nun aber die inneren weiblichen Genitalwege bei den Tetrabothriiden hinter dem Germarium gelegen sind, so müssen wir annehmen, entweder dass sich das Germarium aus irgend einem Grunde wiederum um seine dorsoventrale Achse zurückgedreht hat, oder dass die Gänge auf irgend eine Weise eine Verschiebung nach hinten erfahren haben.

Drittens scheint mir die für die ursprünglicheren Tetrabothriiden so charakteristische Borstenbewaffnung des Cirrus und der Mündungspartie der Vagina sich aus der zerklüfteten Cuticula dieser Teile bei den Amphicotyliden entwickelt zu haben oder ist wenigstens aus dieser unschwer herzuleiten; namentlich bei *Abothrium gadi*, welche Form auch in dieser Hinsicht den Übergang vermittelt, ist diese Bewaffung der bei *Priapocephalus* vorkommenden sehr ähnlich. Es scheint mir im Anschluss hieran auch nicht ganz ohne Bedeutung, dass der Cirrusbeutel bei *Abothrium* seiner Form nach eine auffallend grosse Ähnlichkeit mit dem Cirrusbeutel von *Priapocephalus* aufweist, besonders in Anbetracht der oben gegebenen Deutung des Entstehens des für die Tetrabothriiden so charakteristischen männlichen Cloakenkanales und rundlichen Cirrusbeutels.

Es gibt auch einige andere Merkmale bei den Amphicotyliden, die, zwar an und für sich von geringerem Wert, jedoch dazu beitragen, das Gesamtbild der Übereinstimmungen zu vervollständigen, aus welchem Grunde ich sie hier vorübergehend erwähne. Es sind dies erstens die ausgesprochene Tendenz zur Einseitigkeit in der Lage der Genitalöffnungen, zweitens die Anordnung der Längsmuskulatur in schärfer umgrenzten Bündeln bei *Amphicotyle*, *Parabothrium* und *Abothrium* und drittens das Vorkommen einer deutlichen Proliferationszone sowie von die Genitalkomplexe trennenden Transversalmuskellagen bei den Abothriinen.

In allen diesen Hinsichten besteht also zwischen den Amphicotyliden und den Tetrabothriiden eine auffallende Übereinstimmung der Organisation und zwar so, dass die Verhältnisse, die am meisten mit jenen bei den Tetrabothriiden übereinstimmen, unter den am meisten spezialisierten Amphicotyliden, den Abothriinen, anzutreffen sind, was ja in diesem Falle von Bedeutung ist. Schwerlich kann man

hülle bei *Abothrium* und *Parabothrium* umzuwandeln, um mit den von drei dünnen Schalen oder Hüllen umgebenen Embryonen der *Tetrabothrius*-Arten völlig übereinzustimmen. Leider habe ich bei *Priapocephalus* nicht feststellen können, ob bei dieser Form zwei oder drei Hüllen vorhanden sind.

Betreffs der drei eben behandelten Erscheinungen, die ja, wie vorher näher besprochen wurde, meiner Ansicht nach mit einander sehr innig verknüpft sind und somit in diesem Zusammenhange eigentlich als e i n e Erscheinung betrachtet werden können, scheint also nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass der Tetrabothriidentypus eine direkte Fortsetzung des Abothriinentypus bildet. Dies beweist aber an und für sich gar nichts, wenn es darauf ankommt, über die Verwandtschaftsverhältnisse klar zu werden, denn, wie ich ebenfalls schon oben bemerkt habe, wurzelt diese Gesamterscheinung sicherlich in der Apolysie der Strobila und kann also wie diese, ohne Rücksicht auf Verwandtschaft bei den verschiedensten Cestodenformen entstanden sein. Wenn also die Tatsache, dass die Tetrabothriiden in diesen Punkten aus den Abothriinen hergeleitet werden k ö n n e n, nicht als Beweis für eine wahre Verwandtschaft gelten, sondern ebensogut als eine blosse Konvergenzerscheinung gedeutet werden kann, so bildet sie doch eine fast notwendige Voraussetzung dafür, dass eine derartige, durch andere Tatsachen gestützte Herleitung überhaupt denkbar sein soll.

Gibt es nun solche Tatsachen, die für eine wahre Verwandtschaft zwischen Abothriinen und Tetrabothriiden sprechen? Ich glaube ja.

Erstens erblicke ich in der bei den Abothriinen vorkommenden Lage der inneren weiblichen Genitalleitungswege und somit auch der zentralen Dottergänge v o r dem Germarium und in der bei den Tetrabothriiden zu beobachtende Lage des Dotterstockes ebenfalls v o r dem Germarium eine Übereinstimmung, die mir in Anbetracht der recht weit fortgeschrittenen Zentralisation der Dotterstocksfollikel bei den ersteren, mehr als rein zufällig betrachtet werden muss.

Zweitens gewinnen wir auch durch die Verlagerung der weiblichen Genitalwege bei den Abothriinen eine Erklärung des Umstandes, dass bei den Tetrabothriiden die Vagina von der poralen, der Dottergang dagegen von der aporalen Seite in den Befruchtungsgang einmündet. Wie es dazu kommt, dass der proximale Teil der Vagina poral vom ventral verlaufenden Dottergang zu liegen kommt (er liegt ja bei den Abothriinen in der Regel a p o r a l von diesem Dotter-

ist, da die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb dieser Gruppe noch nicht aufgeklärt vorliegen.

Ohne grösseres Gewicht auf Ähnlichkeiten betreffs Form und Ausbildung von Scolexanhängen legen zu wollen, möchte ich aber ausserdem hier auf die Ausbildung der Scheitelplatte des Scolex einiger *Eubothrium*-Arten, vor allem *E. crassoides* (Textfig. 73), hinweisen; es ist wohl dies von allen bis jetzt bekannten Scolexanhängen derjenige, der die grösste Ähnlichkeit mit den »ohrenförmigen Anhängen« des Tetrabothriidenscolex aufweist, und der also in erster Hand als Ausgangspunkt für die Ausbildung solcher Anhänge in Anspruch genommen werden könnte.

Im Anschluss an das eben gesagte müssen wir also gestehen, dass betreffs des Scolexbaues in den Verhältnissen bei den Amphicotyliden keine sicheren Anhaltspunkte für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Tetrabothriiden zu erblicken sind; andrerseits können die verschiedenartigen Scolexformen der Amphicotyliden und Tetrabothriiden meiner Ansicht nach wenigstens nicht als Beweis g e g e n eine Herleitung der Tetrabothriiden aus Amphicotyliden-ähnlichen Vorfahren angeführt werden.

Als Zusammenfassung der obigen Diskussion der morphologischen und anatomischen Tatsachen können wir also sagen, dass durch die Annahme, die Tetrabothriiden hätten sich aus Amphicotyliden-ähnlichen Pseudophyllideen entwickelt, eine Reihe der für die Tetrabothriiden charakteristischen anatomischen Merkmale eine einfache und anscheinend befriedigende Erklärung findet, während andere, vor allem der Scolexbau, obwohl nicht direkt f ü r eine derartige Auffassung sprechend, doch ohne grössere Schwierigkeit damit vereinbar sind.

Ausser den morphologischen Tatsachen gibt es aber auch eine biologische, die zwar nicht für eine Herleitung der Tetrabothriiden aus Amphicotyliden-ähnlichen Formen spricht, jedoch mit der Auffassung ihrer Pseudophyllideennatur gut in Einklang steht. Die Tetrabothriiden sind nämlich ausschliesslich Bewohner fischfressender Säugetiere und Vögel und verhalten sich also in dieser Hinsicht genau so wie alle übrigen in Warmblütern parasitierenden Pseudophyllideen.

Auf Grund dieses Vorkommens hat Fuhrmann die Vermutung ausgesprochen, dass die Larvenformen der Tetrabothriiden in Fischen zu suchen seien. Sollte es sich beim Auffinden dieser Larvenformen

zeigen, dass sie dem plerocercoiden Typus angehören und dass die ganze postembryonale Entwicklungsgeschichte mit der für die Pseudophyllideen charakteristischen übereinstimmt, könnten wohl dadurch die hier ausgesprochenen Ansichten eine Bestätigung von entscheidender Bedeutung erfahren. Auch für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tetrabothriiden wäre also das Feststellen ihrer postembryonalen Entwicklungsgeschichte sowie jene der Abothriinen von ausserordentlich grossem Interesse.

Persönlich bin ich also der Ansicht, dass die Tetrabothriiden als in spezieller Richtung hochdifferenzierte Pseudophyllideen zu betrachten sind, die sich aus Amphicotyliden- und zwar zum grössten Teil Abothriinen-ähnlichen Vorfahren entwickelt haben, auch wenn ich gerne zugebe, dass diese Auffassung viel mehr bindende Beweise fordert, um als ganz einwandfrei angesehen werden zu können. Soviel scheint mir doch festzustehen, dass auf Grund des uns bis heute zugänglichen Tatsachenmateriales die oben angedeutete Orientierung der Tetrabothriiden in systematischer Hinsicht die grössere Wahrscheinlichkeit besitzt und wenigstens als Provisorium Berechtigung hat. Um auf die Möglichkeit dieser Deutung die Aufmerksamkeit zu lenken, hielt ich es nicht für unangemessen, diese meine Auffassung zu veröffentlichen.

gange, vgl. Textfig. 101), ist natürlich schwer zu sagen. Dass eine derartige Verlagerung überhaupt möglich ist und sogar schon bei den Abothriinen, freilich nur als Ausnahmsfall, auftreten kann, beweisen die auf Textfig. 103 abgebildeten Verhältnisse bei *Abothrium gadi*.

Da nun aber die inneren weiblichen Genitalwege bei den Tetrabothriiden hinter dem Germarium gelegen sind, so müssen wir annehmen, entweder dass sich das Germarium aus irgend einem Grunde wiederum um seine dorsoventrale Achse zurückgedreht hat, oder dass die Gänge auf irgend eine Weise eine Verschiebung nach hinten erfahren haben.

Drittens scheint mir die für die ursprünglicheren Tetrabothriiden so charakteristische Borstenbewaffnung des Cirrus und der Mündungspartie der Vagina sich aus der zerklüfteten Cuticula dieser Teile bei den Amphicotyliden entwickelt zu haben oder ist wenigstens aus dieser unschwer herzuleiten; namentlich bei *Abothrium gadi*, welche Form auch in dieser Hinsicht den Übergang vermittelt, ist diese Bewaffung der bei *Priapocephalus* vorkommenden sehr ähnlich. Es scheint mir im Anschluss hieran auch nicht ganz ohne Bedeutung, dass der Cirrusbeutel bei *Abothrium* seiner Form nach eine auffallend grosse Ähnlichkeit mit dem Cirrusbeutel von *Priapocephalus* aufweist, besonders in Anbetracht der oben gegebenen Deutung des Entstehens des für die Tetrabothriiden so charakteristischen männlichen Cloakenkanales und rundlichen Cirrusbeutels.

Es gibt auch einige andere Merkmale bei den Amphicotyliden, die, zwar an und für sich von geringerem Wert, jedoch dazu beitragen, das Gesamtbild der Übereinstimmungen zu vervollständigen, aus welchem Grunde ich sie hier vorübergehend erwähne. Es sind dies erstens die ausgesprochene Tendenz zur Einseitigkeit in der Lage der Genitalöffnungen, zweitens die Anordnung der Längsmuskulatur in schärfer umgrenzten Bündeln bei *Amphicotyle*, *Parabothrium* und *Abothrium* und drittens das Vorkommen einer deutlichen Proliferationszone sowie von die Genitalkomplexe trennenden Transversalmuskellagen bei den Abothriinen.

In allen diesen Hinsichten besteht also zwischen den Amphicotyliden und den Tetrabothriiden eine auffallende Übereinstimmung der Organisation und zwar so, dass die Verhältnisse, die am meisten mit jenen bei den Tetrabothriiden übereinstimmen, unter den am meisten spezialisierten Amphicotyliden, den Abothriinen, anzutreffen sind, was ja in diesem Falle von Bedeutung ist. Schwerlich kann man

Zusatz.

Nach Fertigstellung des Manuskripts fand ich bei Rosen (1918) Angaben über das Saisonauftreten von *Eubothrium crassum* (Bloch) bzw. *Triaenophorus tricuspidatus* (Bloch), die mir früher entgangen waren: da die betreffenden Stellen für meine obige Darstellung (p. 26 ff.) von Bedeutung sind, führe ich sie hier im Zitate an. Betreffs *E. crassum* (=*Abothrium infundibuliformis* bei Rosen): »Ce parasite vit à l'état adulte dans les appendices pyloriques de *Trutta lacustris*. Le poisson s'infecte en général à la fin de l'été par l'ingestion de perches dans lesquelles vit le parasite à l'état de plérocercoïde. La maturité sexuelle de l'*Abothrium* ne s'accomplit dans la Truite qu'à fin mars ou commencement d'avril. Puis au mois d'août suivant, le parasite commence à se décomposer et est éliminé de la Truite avec les excréments. Le canal digestif de la Truite se peuple en même temps, par l'ingestion de perches, de nouveaux plérocercoïdes.» (l. c., p. 37 f.). Über *T. tricuspidatus* (=*T. nodulosus* bei Rosen): »L'infection a lieu en été, la maturité ne s'accomplit qu'à la fin de février. Puis à la fin de juin les parasites sont éliminés du brochet avec les excréments, et le canal digestif se peuple de nouveaux plérocercoïdes par l'ingestion de perches (l'hôte intermédiaire principal).» (l. c., p. 30 f.).

Literaturverzeichnis.

1790 Abildgaard, P. C. Almindelige Betragtninger over Involde-Orme, Bemaerkninger ved Hundsteilens Baendelorm, og Beskrivelse med Figurer af nogle nye Baendelorme. Skrivter af Naturhistorie-Selskabet. Bd. I. H. 1. Kjøbenhavn.

1896 Ariola, V. Sopra alcuni Dibotrii nuovi o poco noti e sulla classificazione del gen. *Bothriocephalus*. Genova, Atti Soc. ligustica sc. nat. geogr. Vol. VII.

1899 — Osservazioni sopra alcuni Dibotrii dei pesci. Ibid. Vol. X.

1900 a — Revisione della famiglia Bothriocephalidae s. str. Arch. parasit. Tome III. Paris.

1900 b — Nota sui Cestodi parassiti del *Centrolophus pompilius* Linn. Genova, Atti Soc. ligustica sc. nat. geogr. Vol. XI.

1900 c — Revisione della Fam. Bothriocephalidae s. str. (Sunto). Genova, Boll. Musei zool. anat. comp. N:o 98.

1902 — Ricerche anatomo-zoologiche sui Cestodi parassiti del *Centrolophus Pompilus* C. V. Atti della R. Università di Genova. Vol. XVII. Genova.

1853 Baird, W. Catalogue of the species of Entozoa, or intestinal Worms, contained in the collection of the British Museum. London.

1786 Batsch, A. J. G. C. Naturgeschichte der Bandwurmgattung überhaupt und ihrer Arten insbesondere, nach den neueren Beobachtungen in einem systematischen Auszuge. Halle.

1914 Baylis, H. A. On *Octopetalum*, a new Genus of Avian Cestodes. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8. Vol. 14. London.

1844 Bellingham, O' Bryen. Catalogue of Irish entozoa. Ibid. Vol. XIV.

1850 v. Beneden, P. J. Recherches sur la faune littorale de Belgique. Les vers cestoïdes. Bruxelles, Mém. Acad. roy. Tome XXV.

1858 — Mémoire sur les Vers intestinaux. Paris.

1871 — Les poissons de côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux. Bruxelles, Mém. Acad. roy. Tome XXXVIII.

1876 Bertolus. Mémoire sur le développement du *Dibothrium latum* (Rudolphi). — Bothriocéphale de l'Homme. Paris.

1828 de Blainville, H. M. Vers. Dictionnaire des sciences naturelles. Tome LVII. Paris.

1848 Blanchard, E. Recherches sur l'organisation des vers. Ann. sci. nat. 3. Série. Zool. Tome X.

1849 — Recherches sur l'organisation des vers. Ibid. 3. Série. Zool. Tome XI.

1894 Blanchard, R. Notices sur les parasites de l'Homme (3:me série) IV. Sur le *Krabbea grandis* et remarques sur la classification des Bothriocéphalinés. Paris, C. R. soc. biol. Sér. 10. Tome 1.
1779 Bloch, M. E. Beytrag zur Naturgeschichte der Würmer, welche in anderen Thieren leben. Beschäftig. der Berl. Ges. naturf. Freunde. Bd. IV. Berlin.
1782 — Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und den Mitteln wider dieselben. Berlin.
1802 Bosc, L. A. G. Histoire Naturelle des Vers contenant leur Description et leurs Moeurs. Vol. I, II. Paris an X.
1883 a Braun, M. *Bothriocephalus latus* und seine Herkunft. Virchow's Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie. Bd. XXIX. Berlin.
1883 b — Die thierischen Parasiten des Menschen nebst einer Anleitung zur praktischen Beschäftigung mit der Helminthologie. Würzburg.
1892 — Verzeichniss von Eingeweidewürmern aus Mecklenburg. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg. Jahrg. 45. Güstrow.
1894—1900 — Cestodes. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Bd. IV. Vermes. Abt. I. b. Leipzig.
1824 Bremser, J. G. Icones helminthum systema Rudolphii entozoologicum illustrantes. Viennae.
1912 Burr, A. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricladen. Zool. Jahrb. Abt. f. System., Geogr. und Biol. d. Tiere. Bd. 33. Jena.
1879 Carruccio, A. Sovra una specie del genere *Solenophorus* forse nuova trovata nel *Python natalensis* Smith. Modena, Mem. Acc. T. XIX.
1885 Carus, J. V. Prodromus faunae mediterraneae. Vol. I. Stuttgart.
1913 Chaloner, J. W. On the Cestode Parasites of Trout, with special reference to the Plerocercoid Disease of Trout from Loch Morar. Rep. of the eighty-second Meeting of the Brit. Assoc. of Science, Dundee: 1912. London.
1915 a Cholodkowsky, N. A. Cestodes nouveaux ou peu connus. Troisième série. Ann. mus. zool. Ac. Sc. 19. 1914. Petrograd.
1915 b — Notes helminthologiques. Bul. Ac. Sc. Petrograd.
1889 Claus, C. Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. Wien, Arb. Zool. Inst. Univ. Tom VIII. 3. Heft.
1859 Cobbold, T. Sp. Observations on Entozoa, with notices of several new species, including an account of two experiments in regard to the breeding of *Taenia serrata* and *T. cucumerina*. London, Trans. Linn. Soc. Vol. XXII.
1864 — Entozoa: an introduction to the study of helminthology with reference, more particularly, to the internal parasites of man. London.

1898 Cohn, L. Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. für Anat. und Ontog. d. Thiere. Bd. XII. Heft 1. Jena.

1908 — Die Anatomie eines neuen Fischcestoden. Centralbl. Bakt. Bd. XLVI. Abt. 1. Jena.

1898 Condorelli Francaviglia, M. Contributo allo studio della fauna elmintologica di taluni Pesci della Prov. di Roma. Roma, Boll. Soc. zool. ital. Vol. VII.

1914 Cooper, A. R. A New Cestode from *Amia Calva* L. Toronto, Trans. Canad. Inst.

1917 — A Morphological Study of Bothriocephalid Cestodes from Fishes. Journ. of Parasitology. Vol. IV.

1842 Creplin, Fr. Chr. Helminthologisches, aus dem Französischen mitgetheilt. Froriep's Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. Bd. XXIV. N:o 515. Weimar.

1846 — Nachträge zu Gurlt's Verzeichniss der Thiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Arch. Natg. XII. Jahrg. Bd. 1. Berlin.

1851 — Nachträge zu Gurlt's Verzeichnisse der Thiere, in welchen Endozoen gefunden worden sind. Vierter Nachtrag. Ibid. XVII. Jahrg. Bd. 1. Berlin.

1890 Crety, C. Ricerche anatomiche ed istologiche sul genere *Solenophorus* (Creplin). Atti reale accademia dei Lincei. Memorie. Ser. IV. Vol. VI. Roma.

1850-51 Diesing, C. M. Systema helminthum. Vol. I, II. Vindobonae.

1854 — Über eine naturgemässe Vertheilung der Cephalocotyleen. Wien, SitzBer. Ak. Wiss. Math.-naturw. Kl. Bd. 13.

1863 — Revision der Cephalocotyleen. Abtheilung: Paramecocotyleen. Ibid. Bd. 48. 1. Abt.

1838 Drummond, J. L. Notices of Irish Entozoa. Mag. of Natural History. New series. Vol. II. London.

1845 Dujardin, F. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris.

1842 Duvernoy, G. L. Note sur un nouveau genre de Ver intestinal de la famille des Ténioïdes, le Bothrimone de l'Esturgeon (*Bothrimonus Sturionis*, Nob.). Ann. sci. nat. 2. Série. Tome XVIII. Paris.

1841 Eschricht, D. Fr. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Bothryocephalen. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Tome XIX. Suppl. 2.

1780 Fabricius, O. Fauna groenlandica. Hafniae et Lipsiae.

1912 Fiebiger, J. Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere. Wien und Leipzig.

1840 Fischer de Waldheim, G. Notata quaedam de Enthelminthis una cum recensione specierum, duarumque novarum, a Cl. Miram Museo Academico donatarum. Moskva, Bull. Soc. Nat.

1885 Forel, F.-A. La faune profonde des lacs Suisses. Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss. Bd. XXIX. Abth. 2. Zürich.

1880 Fraipont, J. Appareil excréteur des Trématodes et des Cestoïdes (2:me communication). Bull. de l'Ac. Roy. de Belg. 2:me Sér. Tome I. Bruxelles.

1881 — Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes. Deuxième partie. Arch. de Biol. Tome II. Bruxelles.

1847 (Fuhlrott) Wissenschaftliche Vorträge, welche in der 5. Generalversammlung des naturhistorischen Vereins für die preussischen Rheinlande, zu Kreuznach den 25. und 26. Mai 1847 gehalten wurden. Verhandl. d. naturhist. Vereins d. preuss. Rheinlande. IV. Jahrg. Bonn.

1896 Fuhrmann, O, Beitrag zur Kenntnis der Bothriocephalen. II. *Bothriocephalus* (*Bothriotaenia* Raillet) *rectangulus* Rud. Centralbl. Bakt. Bd. XIX. Abt. 1. Jena.

1898 — Über die Genera *Prosthecocotyle* Monticelli und *Bothridiotaenia* Lönnberg. Zool. Anz. Vol. 21. N:o 561. Leipzig.

1902 — Sur un nouveau Bothriocéphalide d'oiseau (*Ptychobothrium armatum*). Arch. parasit. Tome V. Paris.

1908 — Die Cestoden der Vögel. Zool. Jahrb. Supplementbd. X. Heft. 1. Jena.

1921 — Die Cestoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. D. Südpolar-Exp. Bd. XVI. Zool. VIII. Berlin und Leipzig.

1866 Giebel, C. Die im zoologischen Museum der Universität Halle aufgestellten Eingeweidewürmer nebst Beobachtungen über dieselben. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. XXVIII. Berlin.

1790 Gmelin, J. F. Caroli a Linné Systema naturae. Ed. XIII. Tom I. Pars VI. Lipsiae.

1782 Goeze, J. A. E. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Blankenburg.

1909 Goldschmidt, R. Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. Leipzig.

1871 a Grimm, O. Materialien zur Fauna der Würmer des St. Petersburger Gouvernement. Arb. d. St. Petersb. naturf. Ges. Tom. II. St. Petersburg.

1871 b — Zur Anatomie der Binnenwürmer. (Vorläufige Mittheilung). Zs. wiss. Zool. Bd. XXI. Leipzig.

1906 Grohmann, W. Die Abnormitäten in den Proglottiden der Cestoden, insbesondere der Bothriocephaliden. Giessen.

1881 Gruber, A. Zur Kenntniss des *Archigetes Sieboldi*. Zool. Anz. IV. Jahrg. Leipzig.

1845 Gurlt. Verzeichniss der Thiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Arch. Natg. XI. Jahrg. Bd. 1. Berlin.

1906 Henneguy, L. F. Recherches sur le mode de formation de l'oeuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. Arch. anat. microsc. Tome IX. Paris.

1872 Hering, C. Uebersicht der Eingeweidewürmer und Hautparasiten. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. XXVIII. Jahrg. Stuttgart.

1906 Hofer, B. Handbuch der Fischkrankheiten. 2. Aufl. Stuttgart.

1912 v. Hofsten, N. Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIX. N:o 3. Leipzig.

1921 Jääskeläinen, V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladogasee. Ann. academiae scient. Fennicae. Ser. A. Tom 14. N:o 3. Helsinki (Helsingfors).

1918 v. Janicki, C. Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. I. *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Corr.-Bl. Schweizerärzte 1918. N:o 40. Basel.

1907 Johnstone, J. Internal parasites and diseased conditions of Fishes. Rep. for 1906 on the Lancashire Sea-Fisheries Laborat. at the Univ. of Liverpool and the Sea-fish hatch. at Piel. N:oXV. Liverpool.

1868 Kessler. Beiträge zur zoologischen Kenntniss des Onegasee's und dessen Umgebung. Beil. z. d. Arb. d. 1. russ. naturf. Vers. Petersburg.

1906 a Klaptocz, B. *Polyonchobothrium polypteri* (Leydig). Centralbl. Bakt. Bd. XLI. Abt. 1. Jena.

1906 b — Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's in den ägyptischen Sudan und nach Nord-Uganda. Cestoden aus Fischen, aus *Varanus* und *Hyrax*. Wien, SitzBer. Ak. Wiss. Math.-naturw. Kl. Bd. CXV. Abt. 1.

1866 Knoch, J. Die Entwicklungsgeschichte des *Bothriocephalus proboscideus* (*B. salmonis* Kölliker's), als Beitrag zur Embryologie des *Bothriocephalus latus*. Bull. de l'Acad. Imp. des sciences de St. Pétersbourg, Tome IX. St. Pétersbourg.

1870 — Neue Beiträge zur Embryologie des *Bothriocephalus latus*, als Beweis einer directen Metamorphose des geschlechtsreifen Individuums aus seinem bewimperten Embryo. Zugleich ein Beitrag zur Therapie der Helminthiasis. Ibid. Tome XIV.

1843 Kölliker, A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. 1. Ueber die ersten Vorgänge im befruchteten Ei. Müller's Arch. für Anatomie, Physiologie etc. Jahrg. 1843. Berlin.

1874 Krabbe, H. *Diplocotyle Olrikii*, en uleddet Baendelorm af Bothriocephalernes Gruppe. Kjobenhavn, Nath. Medd.

1891 Kraemer, A. Vorläufige Mittheilung über *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) Kessler. Zool. Anz. XIV. Jahrg. Leipzig.

1892 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süsswasserfische. Zs. wiss. Zool. Bd. 53. Leipzig.

1816 Lamarck, J. B. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Tome III. Paris.

1820 Leuckart, F. S. Zoologische Bruchstücke. I. Helmstädt.

1852 Leuckart, R. Parasitismus und Parasiten. Arch. für physiol. Heilkunde. XI.
1856 — Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Giessen.
1863 — Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig und Heidelberg.
1869 — Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere für 1868 und 1869. 1. Hälfte. Arch. Natg. 35. Jahrg. Bd. 2. Berlin.
1878 — *Archigetes Sieboldi*, eine geschlechtsreife Cestodenamme. Zs. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. Leipzig.
1879 — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. I. Lief. I. Leipzig und Heidelberg.
1881 — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. I. Lief. II. Leipzig und Heidelberg.
1886 — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. I. Lief. III. Leipzig und Heidelberg.
1887 — Zur Bothriocephalusfrage. Centralbl. Bakt. I. Jahrg. Bd. I. Jena.
1906 Levander, K. M. Smärre zoologiska notiser. Medd. Soc. Fauna et Fl. Fenn. 32. Häft. 1905—06. Helsingfors.
1909 — Beobachtungen über die Nahrung und die Parasiten der Fische des Finnischen Meerbusens. Finnländische Hydrographisch-Biologische Untersuchungen N:o 5. Helsingfors.
1829 van Lidth de Jeude, Th. G. Recueil de figures des vers intestinaux. Leide.
1878 a v. Linstow, O. Compendium der Helminthologie. Hannover.
1878 b — Neue Beobachtungen an Helminthen. Arch. Natg. XLIV. Jahrg. Bd. I. Berlin.
1879 — Helminthologische Untersuchungen. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. XXXV. Jahrg. Stuttgart.
1888 — Helminthologisches. Arch. Natg. LIV. Jahrg. Bd. I. Berlin.
1889 — Compendium der Helminthologie. Nachtrag. Die Litteratur der Jahre 1878—1889. Hannover.
1901 — Entozoa des zoologischen Museums der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. I. Bull. de l'Acad. Imp. des sciences de St. Pétersbourg. V:e Série. Vol. XV. St. Pétersbourg.
1903 a — Parasiten, meistens Helminthen, aus Siam. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. Bonn.
1903 b — Entozoa des zoologischen Museums der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. II. Annuaire du Musée zoologique de l'académie imp. des sciences de St. Pétersbourg. Tome VIII. St. Pétersbourg.
1904 — Beobachtungen an Nematoden und Cestoden. Arch. Natg. Jahrg. LXX. Bd. I. Berlin.

1891 Linton, E. Notes on Entozoa of marine fishes of New England, with description of several new species. Part II. Washington, D. C., Rep. U. S. Com. Fish. Part XV. Rep. of the commissioner for 1887.
1893 — On fish entozoa from Yellowstone National Park. Washington, D. C., Rep. U. S. Com. Fish. for 1889—1891.
1894 — Some observations concerning fish-parasites. Bull. U. S. Fish. Comm. XIII. for 1893 (4). Washington.
1898 — Notes on Cestode parasites of Fishes. Proc. of the U. S. Nat. Mus. Vol. XX. Washington.
1901 — Parasites of fishes of the Woods Hole Region. Bull. of the U. S. Fish. Comm. Vol. XIX. Washington.
1889 a Lönnberg, E. Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. Bih. till Vet.-Ak. Handl. Bd. 14. Afd. IV. N:o 9. Stockholm.
1889 b — Ueber eine eigenthümliche Tetrarhynchidenlarve. Ibid. Bd. 15. Afd. IV. N:o 7. Stockholm.
1890 — Helminthologische Beobachtungen von der Westküste Norwegens. Erster Teil Cestoden. Ibid. Bd. 16. Afd. IV. N:o 5. Stockholm.
1891 a — Mitteilungen über einige Helminthen aus dem zool. Museum der Universität zu Kristiania. Biol. För. Förh. Bd. III. Häft. 4—6. Stockholm.
1891 b — Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. Stockholm, Vet.-Ak. Handl. Bd. 24. N:o 6.
1892 a — Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. II. Ibid. Bd. 24. N:o 16.
1892 b — Ueber das Vorkommen des breiten Bandwurmes in Schweden. Centralbl. Bakt. Bd. XI. Jena.
1893 — Bemerkung über einige Cestoden. Bih. till Vet.-Ak. Handl. Bd. 18. Afd. IV. N:o 6. Stockholm.
1897 — Beiträge zur Phylogenie der parasitischen Plathelminthen. Centralbl. Bakt. Bd. XXI. Abt. 1. Jena.
1897 Lühe, M. Die Anordnung der Muskulatur bei den Dibothrien. Vorläufige Mitteilung. Ibid. Bd. XXII. Abt. 1. Jena.
1898 — Die Gliederung von *Ligula*. Ibid. Bd. XXIII. Abt. 1. Jena.
1899 a — Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. Verh. der Deutsch. Zool. Ges. 9. Vers.
1899 b — Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden I, II. Centralbl. Bakt. Bd. XXVI. Abt. 1. Jena.
1900 a — Über *Bothrimonus* Duv. und verwandte Bothriocephaliden. Zool. Anz. Bd. XXIII. Leipzig.
1900 b — Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden III. Centralbl. Bakt. Bd. XXVII. Abt. 1. Jena.
1900 c — Untersuchungen über die Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. Zs. wiss. Zool. Bd. LXVIII. Leipzig.

1902 a Lühe, M. *Urogonoporus armatus* ein eigentümlicher Cestode aus *Acanthias* mit anschliessenden Bemerkungen über die sogenannten Cestodarier. Arch. parasit. Tome V. Paris.
1902 b — Revision meines Bothriocephalidensystemes. Centralbl. Bakt. Bd. XXXI. Abt. 1. Jena.
1902 c — Bemerkungen über die Cestoden aus *Centrolophus pompilius*. Ibid. Bd. XXXI. Abt. 1. Jena.
1910 — Parasitische Plattwürmer II: Cestodes. In: Brauer, Die Süsswasserfauna Deutschlands, Heft 18. Jena.
1880 Lunel, G. Parasites et vers intestinaux des poissons du Léman. Materiaux pour servir á l'étude de la faune profonde du lac Léman par le D:r. F.-A. Forel. V:e Série. XLVIII. Lausanne, Bul. Soc. Sci. Nat. 2:me Sér. Vol. XVI.
1892 Matz, Fr. Beiträge zur Kenntniss der Bothriocephalen. Arch. Natg. Jahrg. LVIII. Bd. 1. Berlin.
1883 Mègnin, P. Note sur les Helminthes rapportés des côtes de la Laponie par M. le Professeur Pouchet. Paris, Bul. soc. zool. Vol. VIII.
1869 Metschnikow, E. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Bull. de l'Ac. Imp. des sciences de St. Pétersbourg. Tome XIII. St. Pétersbourg.
1864 Mc'Intosh, W. C. Notes on the Food and Parasites of the *Salmo salar* of the Tay. London, J. Linn. Soc. Vol. VII.
1880 a Moniez, R. Note sur les vaisseaux de l'*Abothrium gadi*. Bull. scientif. du dép. du Nord. 2:me Sér. 3:me ann.
1880 b — Essai monographique sur les Cysticerques. Travaux de l'inst. zool. de Lille et de la station marit. de Wimereux. Tome III. Fasc. I. Paris.
1881 — Mémoires sur les Cestodes. Ibid. Tome III. Fasc. II. Paris.
1889 Monticelli, Fr. Sav. Elenco degli Elminti raccolti dal Capitano G. Chierchia durante il viaggio di circumnavigazione della R. corvetta »Vettor Pisani». Napoli, Boll. Soc. nat. Serie I. Vol. III.
1890 — Note elmintologiche. Ibid. Serie I. Vol. IV.
1892 a — Sul genere *Bothrimonus* Duvernoy e proposte per una classificazione dei Cestodi. Mon. zool. ital. Anno III. Firenze.
1892 b — Appunti sui Cestodaria. Napoli, Atti Acc. sc. Serie 2:a. Vol. V. N:o 6.
1892 c — Nota intorno a due forme di Cestodi. Boll. Musei zool. anat. Vol. VII. N:o 127. Torino.
1893 — Intorno ad alcuni Elminti della collezione del Museo Zoologico della R. Universitá di Palermo. Il naturalista siciliano. Anno XII. Palermo.
1897 Mrázek, A. *Archigetes appendiculatus* Ratz. Věstnik král. české společnosti náuk. Třida mathematicko-přirodovědecká. Prag.
1901 a — Ueber die Larve von *Caryophyllaeus mutabilis* Rud. Centralbl. Bakt. Bd. XXIX. Abt. 1. Jena.

1901 b Mrázek, A. Ueber das Verhalten der Längsnerven bei *Abothrium rectangulum* (Rud.). Ibid. Bd. XXIX. Abt. 1. Jena.
1903 — Ueber das Vorkommen einer frei lebenden Süsswassernemertine in Böhmen. Prag, SitzBer. Böhm. Ges. Wiss. Math.- naturw. Cl.
1908 — Ueber eine neue Art der Gattung *Archigetes*. Vorläufige Mitteilung. Centralbl. Bakt. Bd. XLVI. Abt. 1. Jena.
1898 Mühling, P. Die Helminthen-Fauna der Wirbeltiere Ostpreussens. Arch. Natg. Jahrg. 64. Bd. I. Berlin.
1780 Müller, O. Fr. Von Bandwürmern. Der Naturforscher. XIV. Stück. Halle.
1782 — Vom Bandwurme des Stichlings und vom milchigten Plattwurme. Der Naturforscher. XVIII. Stück. Halle.
1907 Nicoll, W. A Contribution towards a Knowledge of the Entozoa of British Marine Fishes. Part I. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. XIX. London.
1909 — A Contribution towards a Knowledge of the Entozoa of British Marine Fishes. Part II. Ibid. Ser. 8. Vol. IV. London.
1910 — On the entozoa of fishes from the Firth of Clyde. Parasitology. Vol. III. Cambridge.
1824 Nitsch, C. L. *Bothriocephalus*. Ersch und Gruber: Allg. Encyclop. d. Wiss. u. Künste. Bd. XII.
1905 Nufer, W. Die Fische des Vierwaldstättersees und ihre Parasiten. Luzern.
1916 Nybelin, O. Neue Tetrabothriiden aus Vögeln. (Vorläufige Mitteilung.) Zool. Anz. Bd. XLVII. N:o 10. Leipzig.
1918 a — Zur Frage der Entwicklungsgeschichte einiger Bothriocephaliden. Göteborgs Kungl. Vet. och Vitterh. Samh. Handl. Fjärde följden. XIX:5. Göteborg.
1918 b — Zur Anatomie und systematischen Stellung von »*Tetrabothrium*» *norvegicum* Olsson. Ibid. Fjärde följden. XX:3. Göteborg.
1910 Odhner, T. *Stichocotyle nephropis* J. T. Cunningham ein aberranter Trematode der Digenenfamilie Aspidogastridae. Stockholm, Vet. Ak. Handl. Bd. 45. N:o 3.
1911 a — Zum natürlichen System der digenen Trematoden II. Zool. Anz. Bd. XXXVII. N:o 12/13. Leipzig.
1911 b — Zum natürlichen System der digenen Trematoden III. Ibid. Bd. XXXVIII. N:o 4. Leipzig.
1912 — Die Homologien der weiblichen Genitalwege bei den Trematoden und Cestoden. Ibid. Bd. XXXIX. N:o 10. Leipzig.
1815 Oken. Lehrbuch der Naturgeschichte. Dritter Theil Zoologie. Abt. I. Fleischlose Thiere. Jena.
1816 de Olfers, J. Fr. M. De vegetativis et animatis corporibus in corporibus animatis reperiundis commentarius. Pars I. Berolini.

1867 Olsson, P. Entozoa, iakttagna hos Skandinaviska hafsfiskar. I. Lunds Univ. Årsskr. Tom III. Lund.

1868 — Entozoa, iakttagna hos Skandinaviska hafsfiskar. II. Ibid. Tom IV. Lund.

1872 — Om *Sarcotaces* och *Acrobothrium*, två nya parasitslägten från fiskar. Stockholm, Vet. Ak. Öfvers. 1872. N:o 9.

1893 — Bidrag till Skandinaviens helminthfauna. II. Stockholm, Vet. Ak. Handl. Bd. 25. N:o 12.

1781 Pallas, P. S. Bemerkungen über die Bandwürmer in Menschen und Thieren. Neue nord. Beyträge zur physik. und geogr. Erd- und Völkerbeschreibung, Naturgeschichte und Oekonomie. St. Petersburg und Leipzig.

1887 Parona, C. Elmintologia sarda. Genova, Ann. Museo Civ. st. nat. Serie 2:a. Vol. IV.

1873 Perrier, E. Description d'un genre nouveau de Cestoides (Genre *Duthiersia*, E. P.). Arch. zool. Tome 2. Paris.

1897 — Traité de Zool. Fasc. IV. Paris.

1886 Piesberger, F. Die Ekto- und Entoparasiten, von welchen die in der Umgebung von Tübingen lebenden Fische bewohnt werden. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. 42. Jahrg. Stuttgart.

1880 Pintner, Th. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Wien, Arb. Zool. Inst. Univ. Tom III. 2. Heft.

1889 — Neue Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. I. Zur Kenntniss der Gattung *Echinobothrium*. Ibid. Tom VIII. 3. Heft.

1913 — Vorarbeiten zu einer Monographie der Tetrarhynchoideen. Wien, SitzBer. Ak. Wiss. Math.-naturw. Kl. Bd. CXXII. Abt. 1.

1885 du Plessis—Gouret, G. Essai sur la faune profonde des lacs de la Suisse. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. Bd. XXIX. Abth. 2. Zürich.

1892 Railliet, A. Notices parasitologiques. Paris, Bul. soc. zool. Tome XVII.

1895 — Traité de zoologie médicale et agricole. Ed. 2:me. Paris.

1799 Rathke, J. Iakttagelser henhörende til Involdeormenes og Blöddyrenes Naturhistorie. Skrivter af Naturhist.-Selsk. Bd. V. H. 1. Kjobenhavn.

1868 Ratzel, F. Zur Entwicklungsgeschichte der Cestoden. Arch. Natg. XXXIV. Jahrg. Bd. 1. Berlin.

1857 Reinhardt, J. Fortegnelse over Gronlands Krebsdyr, Annelider og Involdsorme. Reinhardt m. fl.: Naturhistoriske Bidrag til en Beskrivelse af Gronland. Rink: Gronland, geographisk og statistisk beskrevet. Kjobenhavn.

1786 Retzius, A. J. Lectiones publicae de vermibus inprimis humanis. Holmiae.
1896 Riggenbach, E. Bemerkungen über das Genus *Bothriotaenia* Railliet. Centralbl. Bakt. Bd. XX. Abt. I. Jena.
1897 — *Bothriotaenia chilensis* nov. spec. Santiago, Act. Soc. Chile. Tomo VII.
1898 — *Cyathocephalus catinatus* nov. sp. Vorläufige Mittheilung. Zool. Anz. Bd. XXI. Leipzig.
1899 a — *Scyphocephalus bisulcatus* n. g. n. sp. ein neuer Reptiliencestode. Zool. Jahrb. Abth. f. Systematik, Geog. und Biol. der Thiere. Bd. XII. Jena.
1899 b — *Cyathocephalus catinatus* n. sp. Ibid. Bd. XII. Jena.
1918 Rosen, F. Recherches sur le développement des cestodes. I. Le cycle évolutif des Bothriocéphales. Neuchâtel, Bul. Soc. Sci. Nat. T. XLIII.
1919 — Recherches sur le développement des cestodes. II. Le cycle évolutif de la *Ligula* et quelques question générales sur le développement des Bothriocéphales. Ibid. T. XLV.
1914 Rudin, E. Studien an *Fistulicola plicatus* Rud. Revue Suisse de Zool. Tome 22. Genève.
1917 — Die Ichthyotaenien der Reptilien. Ibid. Tome 25. Genève.
1793 Rudolphi, C. A. Observationes circa vermes intestinales. Pars I. Diss. praes. Quistorp. Gryphiswaldiae.
1802 — Fortsetzung der Beobachtungen über die Eingeweidewürmer. Arch. f. Zool. und Zoot. Hrsg. v. C. R. W. Wiedemann. Bd. III. St. I. Braunschweig.
1808 — Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. Vol. I. Amstelaedami.
1810 — Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. Vol. II. P. II. Amstelaedami.
1819 — Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berolini.
1890 Saint Remy, G. Recherches sur la structure des organes génitaux du *Caryophyllaeus mutabilis* Rud. Rev. biol. du Nord de la France. Année 1889—90. Lille.
1874 Salensky, W. Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der *Amphilina* G. Wagen. (*Monostomum foliaceum* Rud.). Zs. wiss. Zool. Bd. XXIV. Leipzig.
1885 Schauinsland, H. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jenaische Zs. Natw. Bd. XIX. N. F. XII. Jena.
1860 Schlotthauber. Beiträge zur Helminthologie. Amtl. Bericht üb. d. ein und dreissigste Vers. deutsch. Naturf. und Ärzte zu Göttingen im Sept. 1854. Göttingen.
1902 a Schneider, G. *Caryophyllaeus fennicus* n. sp. Arch. Natg. Jahrg. LXVIII. Bd. 1. Berlin.
1902 b — *Bothrimonus nylandicus* n. sp. Ibid. Jahrg. LXVIII. Bd. 1. Berlin.

1902 c Schneider, G. Ichthyologische Beiträge. III. Ueber die in den Fischen des Finnischen Meerbusens vorkommenden Endoparasiten. Helsingfors, Acta Soc. Fauna et Fl. Fennica. Tom 22. N:o 2.

1902 d — Ueber das Vorkommen von Larven des Bandwurms *Bothriotaenia proboscidea* Batsch in Magen und Darm von Ostsee-Heringen. Berlin, SitzBer. Ges. natf. Freunde.

1903 — Beiträge zur Kenntnis der Helminthenfauna des Finnischen Meerbusens. Helsingfors, Acta Soc. Fauna et Fl. Fennica. Tom 26. N:o 3.

1788 Schrank, Fr. v. Paula— Verzeichniss der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidewürmer nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandtschaften. München.

1790 — Förteckning på nägra hittills obeskrifne Intestinalkräk. K. Vet. Ak. nya Handl. Tom XI. Stockholm.

1793 — Reise nach den südlichen Gebirgen von Baiern. . . München.

1803 — Fauna boica.. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Thiere. Bd. III. Abt. 2. Landshut.

1905 Schubmann, W. Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* Retz.). Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie. Bd. 21. Jena.

1911 Schultz, G. Untersuchungen über Nahrung und Parasiten von Ostseefischen. Wiss. Meeresunt. Neue Folge. Bd. XIII. Abt. Kiel. Kiel und Leipzig.

1914 Schumacher, G. Cestoden aus *Centrolophus pompilus* (L.). Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik, Geog. und Biol. d. Tiere. Bd. 36. Heft 2—3. Jena.

1909 Scott, T. Some notes on fish parasites. Twenty-sixth ann. rep. of the Fish. board for Scotland. Part III. Glasgow.

1903 Shipley, A. Some parasites from Ceylon. Spolia Zeylanica. Vol. I. Colombo.

1905 — Notes on a Collection of Parasites belonging to the Museum of University College, Dundee. Cambridge, Proc. Phil. Soc. Vol. XIII. Part II.

1837 v. Siebold, C. Th. Zur Entwicklungsgeschichte der Helminthen. K. F. Burdach: Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig.

1838 — Bericht über die Leistungen im Gebiete der Helminthologie während des Jahres 1837. Arch. Natg. IV. Jahrg. Bd. 2. Berlin.

1843 — Bericht über die Leistungen im Gebiete der Anatomie und Physiologie der wirbellosen Thiere in dem Jahre 1842. Müller's Arch. f. Anatomie, Physiologie etc. Jahrg. 1843. Berlin.

1913 Skrjabin, K. Fischparasiten aus Turkestan. I. Hirudinea et Cestodaria. Arch. Natg. Jahrg. LXXIX. Abt. A. Berlin.

1872 Sommer, F. und Landois, L. Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. I. Über den Bau der geschlechtsreifen Glieder von *Bothriocephalus latus* Bremser. Leipzig.

1891 Sonsino, P. Parassiti animali del *Mugil cephalus* e di altri pesci della collezione del Museo di Pisa. Atti della Societá Toscana di Scienze Naturali. Processi verbali. Vol. VII. Adunanzo del di 10 maggio 1891.

1913 Southwell. T. Notes from the Bengal Fisheries Laboratory, Indian Museum. N:o 1. Rec. of the Indian Museum. Vol. IX. Calcutta.

1916 — On some Indian Cestoda. Ibid. Vol. XII. Calcutta.

1909 Spätlich, W. Untersuchungen über Tetrabothrien. Zool. Jahrb. Bd. 28. Abt. f. Anat. Jena.

1905 Spengel, J. W. Die Monozootie der Cestoden. Zs. wiss. Zool. Bd. LXXXII. Leipzig.

1901 Srámek, A. Helminthen der an der zoologischen Station in Podiebrad (Böhmen) untersuchten Fische. Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. V. Arch. d. naturw. Landesforsch. von Böhmen. Bd. XI. N:o 3. Prag.

1877 Steudener, F. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. XIII. Halle.

1887 Stossich, M. Brani di elmintologia tergestina IV. Trieste, Boll. Soc. Adriat. Sci. Nat. Vol. IX.

1890 — Elminti veneti raccolti dal Dr. Alessandro Conte de Ninni. Ibid. Vol. XII.

1898 — Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e prov. conterm. Estr. Progr. Civ Scuol. Reale Sup. Trieste.

1913 Toedtmann. W. Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien. Arch. Hydrobiol. Bd. VIII. H. 4. Stuttgart.

1914 — Die Bildung der Eischale bei *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg. Ibid. Bd. IX. H. 3. Stuttgart.

1905 Tosh, J. R. On the Internal Parasites of the Tweed Salmon. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. XVI. London.

1855 d'Udekem, J. Notice sur deux nouvelles espèces de Scolex. Bruxelles, Bul. Acad. roy. Tome XXII. 2.

1899 Volz, W. Faune de la Roumainie. Helminthes trouvés par M. Jaquet et déterminés par M. Walter Volz. Bucharest, Bûl. Soc. Sci.

1852 Wagener, G. R. Enthelminthica N:o III. Müller's Arch. f. Anatomie, Physiologie und wiss. Med. Jahrg. 1852. Berlin.

1854 — Die Entwicklung der Cestoden, nach eigenen Untersuchungen. Verh. d. kais. Leop.-Carol. Ak. d. Naturf. Bd. XXIV. Suppl. Breslau und Bonn.

1858 — Helminthologische Bemerkungen aus einem Sendschreiben an C. Th. v. Siebold. Zs. wiss Zool. Bd. IX. Leipzig.

1910 Ward, H. B. Internal parasites of the Sebago salmon. Bull. of the Bureau of fisheries. Vol. XXVIII. Part 2. Washington.

1911 — The Discovery of *Archigetes* in America, with a Discussion of its Structures and Affinities. Science. New Series. Vol. XXXIII. New York.

1893 Will, H. Anatomie von *Caryophyllaeus mutabilis* Rud., ein Beitrag zur Kenntnis der Cestoden. Zs. wiss. Zool. Bd. 56. Leipzig.

1873 Willemoes—Suhm, R. Helminthologische Notizen III. Ibid. Bd. XXIII. Leipzig.

1906 Wolf, E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Cyathocephalus truncatus* Pallas. Zool. Anz. Bd. XXX. N:o 1/2 Leipzig.

1800 Zeder, J. G. H. Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von Johann August Ephraim Goeze. Leipzig.

1803 — Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Bamberg.

1895 Zernecke, E. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Morphologie. Bd. 9. Jena.

1877 Zograf, N. Helminthologische Untersuchungen. I. II. Verhandl. d. Kais. Ges. d. Freunde d. Naturgeschichte, Anthropologie und Etnographie. Tom. XXIII. 2. Moskva.

1893 — Note sur la myologie des Cestodes. Congrès international de Zoologie. 2. Session, à Moscou 1892. 2. Partie. Moscou.

1884 Zschokke, F. Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce. Arch. de Biol. Tome V. Gand.

1890 — Erster Beitrag zur Parasitenfauna von *Trutta salar*. Basel, Verh. Natf. Ges. Bd. VIII.

1891 — Die Parasitenfauna von *Trutta salar*. Centralbl. Bakt. Bd. X. Jena.

1896 — Zur Faunistik der parasitischen Würmer von Süsswasserfischen. Ibid. Bd. XIX. Abt. 1. Jena.

1903 a — Marine Schmarotzer in Süsswasserfischen. Basel, Verh. Natf. Ges. Bd. XVI.

1903 b — Die arktischen Cestoden. Fauna Arctica. Bd. III. Lief. I. Jena.

1914 Zschokke, F. und Heitz, A. Entoparasiten aus Salmoniden von Kamtschatka. Revue Suisse de Zool. Tome 22. Genève.